ZOOLOGIA

OSORNOPHRYNE, GENERO NUEVO DE ANFIBIOS BUFONIDOS DE COLOMBIA Y ECUADOR

Por

PEDRO M. RUIZ-CARRANZA * Y JORGE I. HERNÁNDEZ-CAMACHO **

RESUMEN

Se plantea una breve reseña del historial taxonómico de los "*Atelopodidae*" concluyendo que el grupo debe incluirse dentro de la familia *Bufonidae* ratificando la opinión de autores recientes. Se propone el nuevo género **OSORNOPHRYNE**, fundamentándolo principalmente mediante caracteres morfológicos externos, osteológicos y miológicos, con **O. percrassa** *sp. nov. (loc. typ.:* Páramo de Herveo, Tolima, Colombia) como especie típica, y como especie referida a **O. bufoniformis**, *comb. nov.* (= *Atelopus bufoniformis* PERACCA, 1904), de los Andes del sur de Colombia y del norte del Ecuador. Se discute en detalle la significación funcional y adaptativa de las principales características. Se concluye que el género presenta algunos caracteres primitivos de gran interés, *i.a.* el amplexus inguinal, previamente desconocido dentro de los *Bufonidae*, que refuerza la tesis de que esta familia se derive de los *Leptodactylidae*, así como otros altamente especializados del esqueleto y musculatura *(i.a.* un total de 6 vértebras presacras, como en otros 2 géneros actuales: *Hymenochirus* [*Pipidae*] y *Oreophrynella* [*Bufonidae*]). Se concluye también que *Osornophryne*, aunque muestra algunas notables semejanzas fenéticas con *Oreophrynella* (género monotípico del Cerro Roraima, Bolívar, Venezue-

---

*Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

**División de Parques Nacionales y Vida Silvestre, Instituto de Desarrollo de los Recursos Naturales (INDERENA), Bogotá, Colombia.

la), éstas se deben a un extraordinario caso de convergencia evolutiva. *Osornophryne* es tratado como un género que se deriva probablemente de la misma fílada ancestral de *Atelopus*, que invadió los altos páramos andinos, especializándose y adquiriendo por paralelismo adaptativo algunas semejanzas, tales como el aspecto "bufonoide", con las especies altoandinas de *Atelopus*.

SUMMARY

A brief abridgement of the taxonomic history of the "*Atelopodidae*" is presented, and it is concluded that this group must be included in the *Bufonidae*, confirming the criteria of recent authors. **OSORNOPHRYNE** is proposed as a new genus, characterized mainly by external, osteological and myological features, with **O. percrassa**, *sp. nov. (loc. typ.:* Páramo de Herveo, Tolima, Colombia) as type species, and **O. bufoniformis**, *comb. nov.* (= *Atelopus bufoniformis* PERACCA, 1904) from the Andes of southern Colombia and northern Ecuador, as a referred species. The functional and adaptative significance of the main characters is discussed in detail. It is concluded that the genus presents several primitive characters of remarkable interest, *i.a.* the inguinal amplexus, previously unknown in the family, which strengthens the thesis that the *Bufonidae* are derived from the *Leptodactylidae*, as well as several other highly especialized skeletal and myological features *(i.a.* a total number of 6 presacral vertebrae, only shared by two other recent anuran genera: *Hymenochirus* [*Pipidae*] and *Oreophrynella* [*Bufonidae*]). It is concluded also that *Osornophryne*, although shows several remarkable phenetic similitudes with *Oreophrynella* (monotypic endemic genus of the Mount Roraima, Bolívar, Venezuela), such similitudes are due to an extraordinary instance of evolutionary convergence. *Osornophryne* is regarded as a genus probably derived from the same encestral phyletic line that gives origin to *Atelopus*, invading the high Andean "páramos", specializing and acquiring by adaptative paralellism several resemblances, such as the "bufonoid" aspect, with the high Andean species of *Atelopus*.

INTRODUCCION

Al grupo corrientemente conocido como "*Atelopodidae*" por varios autores recientes *(i.a.* DAVIS, 1936; INGER, 1967; KLUGE & FARRIS, 1969; COCHRAN & GOIN, 1970) se han asignado cuatro géneros: *Atelopus* A. M. DUMÉRIL & BIBRON (1841), *Dendrophryniscus* JIMÉNEZ DE LA ESPADA

(1870), *Melanophryniscus* GALLARDO (1961) y *Oreophrynella* BOULENGER (1895). Sin embargo, no todos los autores contemporáneos han estado acordes en cuanto a la delimitación de este grupo, ni en cuanto a su situación taxonómica; así por ejemplo COCHRAN (1955) y GALLARDO (1961) incorporaron *Atelopus, Melanophryniscus* y *Dendrophryniscus,* junto con *Brachycephalus,* en la familia *Brachycephalidae.* El status familiar de *Oreophrynella* también fue materia de controversia, hasta que MCDIARMID (1969; 1971) demostró la afinidad de los cuatro géneros arriba citados, redefinió sus características de manera muy convincente y concluyó que los "*Atelopodidae*" deben ser incluidos dentro de la familia *Bufonidae,* mientras que *Brachycephalus* pertenece a una familia monotípica propia.

La evidencia citogenética disponible tiende a confirmar la opinión de MCDIARMID, pues tanto en *Atelopus varius* (DUELLMANN, 1967), *A. walkeri* (RUIZ & BERNAL, en preparación), *A. ignescens* (RUIZ & DE PÉREZ, en preparación), *Melanophryniscus stelzneri* (SÁENZ, 1939), como en el nuevo género aquí descrito, el número cromosómico es de 11 (haploide) y de 22 (diploide).

Otro tanto acontece con las especies del género *Bufo* (STOHLER, 1928; MAKINO, 1951; BRUM-ZORRILLA & SÁENZ, 1973, etc.), salvo en las especies del grupo *regularis* cuyo número diploide es de 20 (MORESCALCHI & GARGUILLO, 1968; BOGART *in* BLAIR, 1969: 323).

Aun cuando el valor taxonómico de los caracteres larvarios en los *Anura* debe interpretarse con cautela *(cf.* KLUGE & FARRIS, 1969: 26-31), resulta significativo que la morfología de las larvas de *Atelopus* y *Dendrophryniscus,* únicas conocidas hasta ahora dentro del grupo, sea básicamente similar a la de los restantes *Bufonidae* como ya lo destacaron STARRETT (1967: 203) y DUELLMANN & LYNCH (1969: 239), tanto que los dos últimos autores también ya consideraron por su parte injustificado separar a los "*Atelopodidae*" como familia distinta de los *Bufonidae.*

Existen pues sobradas razones para incorporar a los "*Atelopodidae*" dentro de la familia *Bufonidae,* criterio que a su vez BARRIO (1970: 339-340), LYNCH (1971: 20), TRUEB (1971: 36) y PETERS (1973) han aceptado.

En 1904 el Conde Mario GIACINTO PERACCA describió de una localidad ecuatoriana una nueva especie que denominó *Atelopus bufoniformis,* la cual fue conocida apenas por la descripción original hasta 1970, cuando COCHRAN y GOIN la redescribieron e ilustraron con base en un ejemplar colombiano. El hallazgo de material adicional de esta especie, así como de otra afín indescrita, propició una revisión de sus afinidades, la cual demostró la existencia de un nuevo género objeto del presente trabajo. Es de anotar que entre tanto MCDIARMID (1971: 39), no habiendo examinado material de *A. bufoniformis,* se limitó a referirla al género *Atelopus.*

Posteriormente el lamentado herpetólogo JAMES ARTHUR PETERS (1973) publicó una nueva descripción de la especie, comentó sus afinidades y registró ocho ejemplares adicionales provenientes de Ecuador. Hasta la fecha no se había practicado ningún estudio de la morfología de esta especie, por lo cual pasaron inadvertidas sus notables características.

MATERIALES Y METODOS

Todos los ejemplares fueron fijados inicialmente en una solución de formaldehído al 7% y subsecuentemente transferidos a etanol de 70°. Previamente se anotó la colaboración en vivo, refiriéndola a la nomenclatura de RIDGWAY (1912), cuyos nombres se consignan en inglés, y en *cursivas* con mayúsculas iniciales. Las dimensiones se obtuvieron en la forma usual sobre el material recién muerto. La longitud femoral se obtuvo según el método de COCHRAN (1955: xiv) tomando la distancia máxima entre las articulaciones fémoro-tibiales, manteniendo los muslos opuestos entre sí, formando ángulos rectos con relación al eje longitudinal del cuerpo, y dividiendo este valor por 2. La longitud cefálica se tomó desde el extremo medial del rostro hasta el borde posterior de la articulación mandibular. De algunos ejemplares seleccionados, cuyo número de catálogo se consigna oportunamente, se prepararon esqueletos.

Un considerable número de comparacciones se basan en la consulta de la excelente revisión genérica del grupo elaborada por el doctor ROY MCDIARMID (1969; 1971), que fueron complementadas con el axamen de material y la incorporación de otra información publicada o inédita.

En el trabajo se hace mención expresa de las siguientes colecciones: colección batracológica del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (ICN); Instituto de La Salle, Bogotá (ILS) y División de Parques Nacionales y Vida Silvestre, Instituto de Desarrollo de los Recursos Naturales Renovables, Bogotá (INDERENA).

Se utilizaron además las siguientes siglas:

AC = anchura máxima cefálica.
CV = coeficiente de variación.
LC = longitud cefálica.
LF = longitud femoral.
LRC = longituld rostro-cloacal.
LTF = Longitud tibiofibular.
M = media o promedio aritmético, al cual se añade su correspondiente error "standard" precedido del signo ±.

N = número de ejemplares de la muestra.
P = probabilidad estadística.
r = coeficiente de correlación.
S = desviación "standard" de la muestra.
V = límites de variabilidad observada.

OSORNOPHRYNE, genus novum.

ESPECIE TÍPICA. *Osornophryne percrassa*, sp. nov.

ESPECIES INCLUIDAS. Dos: *Osornophryne bufoniformis* (PERACCA) comb. nov. (basónimo: *Atelopus bufoniformis* PERACCA, 1904: 20) y *O. percrassa.*

ETIMOLOGÍA. El género se designa en reconocimiento a las valiosas contribuciones al avance de la biología y la herpetología en Colombia realizadas por los Profesores Ernesto y Hernando Osorno Mesa.

GÉNERO GRAMATICAL. Femenino.

DEFINICIÓN DIAGNÓSTICA. Un género de "*Atelopodidae*", que difiere de los restantes géneros de la familia *Bufonidae* por la ausencia del hipobranquial I (o proceso alar del hioides), y reconocible además por el siguiente conjunto de características: tamaño pequeño (longitud rostro-cloacal hasta de 40 mm.); aspecto robusto, bufoniforme, con miembros posteriores comparativamente muy cortos y delgados, para una locomoción exclusivamente caminadora lenta; glándulas parotoideas ausentes; dedos manuales y pediales muy reducidos, escasamente individualizados exteriormente, envueltos en un grueso integumento con aspecto de palmeadura, extendido hasta las falanges unguales; dedo IV manual con dos falanges; 5 vértebras troncales (la primera vértebra troncal fusionada o no al atlas); sacro fusionado al *coccyx* mediante una articulación bicondilar; *coccyx* lateralmente muy dilatado, con las alas laterales también fusionadas al sacro; cintura escapular completamente firmisternal; piel muy verrugosa, incluyendo la superficie ventral; hipobranquial II (o proceso posterior del hioides) ausente; rostro no peculiarmente modificado; frontoparietales bastante ornamentados por exóstosis contribuyendo a la coosificación del integumento epicraneal, la cual se prolonga hasta los nasales, los cuales son lisos; otooccipital (proótico) fusionado al frontoparietal; frontoparietales no fusionados entre sí; cuadradoyugal presente; *foramen magnum* menos escotado dorsomedialmente que en *Melanophryniscus* y *Oreophrynella;* frontoparietales y proceso posterior del paraesfenoides prolongados caudalmente casi hasta el *foramen magnum; Mm. gracilis minor* y *gracilis major* representados por un solo músculo, que carece de origen cutáneo y cuyo

tendón distalmente se une al de los *Mm. sartorius* y *semitendinosus; M. pectineus* con origen solamente en la parte anterior de la sínfisis isquiopúbica e inserto (junto con fibras del *M. adductor magnus)* en una potente cresta pectínea del fémur; *M. adductor longus* ausente; hendiduras vocales, anillo timpánico y *columnella auris* ausentes; huevos comparativamente grandes (hasta 2.5 mm. de diámetro), sin melanina visible en el polo animal, relativamente poco numerosos (53 en un parátipo de *O. percrassa,* ICN 332); amplexus inguinal.

DESCRIPCIÓN. Aspecto bufoniforme (figuras 1 y 2); la longitud rostro-cloacal equivale aproximadamente a 1.6 - 2.4 veces la anchura del cuerpo. Hembras con tendencia al mayor tamaño (véanse tablas 2-3). Pupila transversalmente elíptica; anchura de la cabeza usualmente mayor que su longitud (anchura de la cabeza x 100/ longitud de la cabeza = 92.5 — 130.5%). Rostro corto y redondeado o anguloso en vista dorsal, con una concavidad medial longitudinal, amplia y poco profunda (Figura 3); aspecto lateral truncado, con el extremo del rostro vertical o apenas excediendo hacia adelante el nivel del labio superior (Figura 4), similar al de *Melanophryniscus; canthus rostralis* abultado; región loreal cóncava o vertical. Narinas prominentes, abiertas lateralmente, de ordinario situadas a igual distancia del ojo que del extremo del rostro. Diámetro del ojo ligeramente mayor o igual que la distancia ojo-narina. Cresta supratimpánica muy prominente. Glándulas parotoideas ausentes. Párpado superior con reborde engrosado, finamente tuberculado; la anchura del párpado es menor que el espacio interorbitario. Lengua más larga que ancha con el borde posterior entero y libre. Dientes ausentes. Sin pliegue axilar. Ano orientado posteriormente, con bordes abultados, situado a nivel del borde posterior del muslo o ligeramente proyectado hacia atrás. Dedos robustos sin extremidades dilatadas. Palmas y plantas con alta densidad de almohadillas supernumerarias (Figura 1), almohadillas subarticulares similares en forma y tamaño a las supernumerarias y difícilmente distinguibles de éstas. Piel cubierta de verrugas o pústulas; dorsalmente las verrugas son más variables en tamaño y forma, y menos densamente dispuestas; ventralmente son más homogéneas en forma, tamaño y disposición, sin alcanzar los tamaños máximos de algunas verrugas dorsales. La piel de las regiones nasal, interorbital y epicraneal, así como de las crestas y los cantos rostrales es inmóvil, difícilmente desprendible y está adherida firmemente a los huesos por tejido conectivo fibroso. Pie sin dedos oponibles. Anchura postaxilar del cuerpo mayor o igual a la anchura de la cabeza. Cuando se extiende el miembro anterior paralelamente a los flancos, la extremidad del dedo III sobrepasa el nivel de la ingle, pero dista de alcanzar el extremo posterior del cuerpo. Miembros posteriores relativamente delgados y carentes de pliegues, comparativamente cortos y adaptados

para la marcha; cuando el miembro posterior se extiende hacia adelante (paralelo a los flancos), el talón (articulación tibio-tarsal) alcanza un nivel de unos ¾ de la distancia entre la ingle y la axila; cuando se aducen los miembros, el codo dista bastante de tocar el talón y cuando las piernas se flexan (estando los muslos en ángulo recto con relación al eje longitudinal del cuerpo) los talones quedan bastante apartados entre sí, o apenas se tocan en los machos. La longitud del miembro posterior equivalente al 80.7 — 108.8% de la longitud rostro-cloacal. Longitud conjunta del muslo y la pierna equivalente al 51.3 — 68.0% de la longitud rostro-cloacal. Coloración dorsal no aposemática.

Huesos nasales relativamente grandes, suturados entre sí pero sin fusionarse (Figura 5). Frontoparietales suturados medialmente en toda su longitud, mas no fusionados entre sí, anteriormente en contacto con el borde posterior de los nasales y separados entre sí formando una escotadura en V que expone una reducida fontanela frontal; fontanelas parietales ausentes; la mayor parte de su superficie dorsal es rugosa permitiendo una mayor adherencia de la piel; posteriormente estos huesos se prolongan hasta el borde dorsal del *foramen magnum;* surcos de las arterias occipitales con tendencia a converger hacia atrás. Otoccipital (proótico) fusionado al frontoparietal respectivo; en la superficie dorsal el área inmediata a la sutura obliterada entre estos dos huesos, presenta rugosidades muy prominentes. Premaxila con el borde anterior más largo que el borde medial articular. Palatinos presentes (Figura 6). Prevómeres presentes comparativamente grandes, con un proceso lateral agudo no ganchudo y con el ala posterior arqueada, larga y aguzada, no fusionados al complejo esfenoetmoidal. Maxila truncada anteriormente con el proceso nasal bien desarrollado. Paraesfenoides no fusionado a los huesos adyacentes, con el proceso anterior oblongo-espatulado, cuya anchura es algo mayor de 1/3 de la anchura máxima interorbitaria y con una ancha carina longitudinal insinuada; alas laterales flexadas hacia delante como en *Oreophrynella (cf.* MacDiarmid, 1969: fig. 6; 1971: fig. 6) y con el proceso posterior casi alcanzando el espacio entre los cóndilos occipitales en el borde ventral del *foramen magnum.* Escamoso con el proceso anterior reducido, y con un proceso posterior u ótico, largo y reclinado sobre el otoccipital (proótico). Cuadradoyugal reducido, pero translapa ventralmente el extremo posterior de la maxila y se une a ésta por un fuerte ligamento (como en *Melanophryniscus,* y en *Atelopus ignescens, cf.* McDiarmid, 1971: 16). Pterigoideo no reducido, con el ramo medio en contacto con el extremo del ala lateral del parasfenoides. Complejo esfenoetmoidal osificado. Orbitoesfenoides cartilaginoso. Cuadrado cartilaginoso. Mandíbula con la curvatura prearticular situada detrás de la mitad de aquélla; cartílago de Meckel no calcificado. Proceso anterior del ceratohial ausente.

Vértebras presacras 6 (atlas y 5 vértebras torácicas o troncales), procélicas, no fusionadas entre sí (salvo la primera troncal que está fusionada al atlas en *O. bufoniformis)*, con zigapófisis imbricadas (Figuras 7 y 8). Sexta vértebra troncal incorporada al sacro, con las diapófisis fusionadas a éste. Vértebras troncales con una cresta neural que se bifurca caudalmente en cada vértebra y cuyos extremos constituyen dos apófisis sin facetas articulares, dispuestas en forma de una V invertida, en cuyo vértice puede insinuarse un minúsculo vestigio medial de espina neural. Primera vértebra troncal con diapófisis inclinadas craniolateral y ventralmente, no dilatadas distalmente. Diapófisis de la segunda vértebra troncal (3ª presacra) notablemente más anchas que en las restantes vértebras en *O. percrassa* (Figura 7). Sacro con 4 pares de forámenes espinales visibles ventralmente (como en *Oreophrynella, cf.* Noble, 1954: fig 164) (Figura 9); diapófisis sacras muy expandidas y aplanadas. *Coccyx* o urostilo con sendas crestas laterales muy dilatadas y atenuadas distalmente (como en *Oreophrynella)*, soldado al sacro.

Cintura escapular (Figuras 10 a y b) complentamente firmisternal, con la región clavicular menos ensanchada craniocaudalmente que en *Oreophrynella.* Coracoides unido a la clavícula mediante sutura, con la porción medial extremadamente dilatada en sentido craniocaudal, la cual caudalmente se prolonga casi hasta el punto más ancho del xifisternón, dando al conjunto de la cintura un aspecto netamente triangular. Esternón presente, formado, como el xifisternón, por tejido calcificado (colorido rojizo por tinción diferencial con azul de toluidina y rojo de alizarina, y con estructura histológica típicamente cartilaginosa). Extremo distal del xifisternón no lobulado. Primera vértebra troncal con diapófisis no dilatadas distalmente, dirigidas diagonalmente hacia adelante y con inclinación ventral (más que en las restantes vértebras troncales). Ilium en contacto con el sacro mediante una articulación aplanada.

Carpales proximales 2. *Ossa carpalia centralia* representados por un solo hueso (considerado por McDIARMID, 1969: 117 y 1971: 28, como resultado de la fusión de los *centralia* 1-2-3) articulado a la porción medial del extremo proximal del metacarpal I como en *Atelopus* y *Dendrophryniscus.* Carpales distales 2: el distal I (correspondiente al metacarpal I) y el distal II-IV articulado con los metacarpales II, III y IV, en cuya superficie palmar muestra un surco longitudinal que aproximadamente coincide con el eje del metacarpal III. Lo anterior sugiere la fusión de dos carpales distales: el II (o II + III?) donde se articulan los metacarpales II y III, y el carpal distal III + IV, al cual a su turno se articulan los metacarpales III y IV. *Prepollex* exteriormente no diferenciado del dedo I, pero representado por una cresta cutánea medial longitudinal de dicho dedo, y formado por un elemento óseo medial al metacarpal I. Metacarpales (en or-

den ascendente de longitud): I-II-IV-III. Falanges de los dedos manuales: 2-2-3-2. Ninguna de las falanges, tanto manuales como pediales, aparece distalmente dilatada [1].

Tarsales proximales 2; metatarsales IV y V articulados al fibular (= *os fibulare* + *ossa carpalia distalia* IV-V); tarsales distales 2; metatarsal I articulado al tarsal distal I, y metatarsales II y III articulados a un tarsal distal (= *ossa tarsalia distalia* II + III fusionados). *Prehallux* no distinguible exteriormente, pero representado por una cresta cutánea longitudinal anexa al dedo I, formado por un elemento óseo articulado al hueso central. Metatarsales (en orden creciente de longitud: I-II-III-V-IV). Falanges de los dedos pediales: 2-2-3-4-3.

M. tensor fasciae latae comparativamente rollizo, con origen carnoso hacia el borde lateral del ala *ossis ilii* que se prolonga como un abanico lateral de fibras sobre la aponeurosis del *M. abdominis obliquus* (ICN-1131) e inserción sobre el extremo distal de la porción carnosa del *M. cruralis*, en posición dorsal sobre el borde anterior del muslo en *O. percrassa* (Figs. 11 a y b); en *O. bufoniformis* el músculo es considerablemente más voluminoso y el origen abarca el tercio cranial del *ilium*, sin extensión aponeurótica sobre el *M. obliquus*. *M. sartorius* comparativamente ancho y robusto. *M. semitendinosus* expuesto (en plano superficial) aproximadamente por los ¾ distales de su longitud, con el tendón distal equivalente en longitud a ¼ de la correspondiente al total del músculo. *M. adductor longus* ausente. *M. pectineus* ancho y robusto, alargado, no en forma de abanico, debido a que su origen se limita a la región isquiática; sigue un curso esencialmente paralelo e inmediatamente dorsal al del *M. sartorius* y presenta una amplia inserción carnosa en el borde anterior de la cresta pectínea del fémur, situada aproximadamente en el tercer quinto de la longitud de este hueso. *M. depressor mandibulae* (representado por la *pars tympanica)* en condición *SQ*, o sea con su origen en el proceso posterior del escamoso y la porción lateral de la cresta proótica *(cf.* GRIFFITH, 1954; MCDIARMID, 1969: 33; 1971: 9). *Mm. adductores mandibulae* en condición *S*, esto es que solamente existe el *M. adductor mandibulae posterior subexternus* y la rama mandibular del *N. trigeminus* tiene un curso superficial a este músculo *(cf.* STARRETT, 1968; MCDIARMID, 1969: 37, fig. 2; 1971: 10, fig. 2).

Peritoneo parietal y visceral negro. Organo de Bidder presente.

---

[1] TRUEB (1973: 112) ha insinuado la posibilidad de que los dedos manuales representados en los *Anura* sean los números II, III, IV y V, faltando así el dedo I. Entre tanto, se ha preferido adoptar en este trabajo la concepción clásica, admitiendo que el dedo ausente es el V.

Tímpano, anillo timpánico y oído medio, ausentes; opérculo cartilaginoso bien desarrollado. *Ostia pharyngea*, hendiduras vocales y sacos vocales ausentes.

Desarrollo larvario desconocido.

Espectro serológico de proteínas sanguíneas distintivo, al menos comparado con *Atelopus* (véase NEWCOMER & RUIZ, en preparación).

Número cromosómico: $2n = 22$ (en *O. percrassa)*.

DISTRIBUCIÓN. Conocido de la Cordillera Central de Colombia y del extremo N de las Cordilleras Occidental y Oriental del Ecuador, a elevaciones de 2700 m. a 3700 m.s.n.m.

COMPARACIONES. *Osornophryne*, junto con *Oreophrynella*, representan dos extremos de especialización dentro de la familia en cuanto a la reducción del número de vértebras troncales, la configuración del urostilo y las modificaciones de la mano y el pie.

Osornophryne se aparta no obstante de *Oreophrynella* por tener el origen del *M. tensor fasciae latae* en el tercio anterior del *ilium;* el *M. adductor mandibulae* no tiene condición *E;* el frontoparietal es más desarrollado, sin fontanelas parietales y con la fenestra frontal mucho menor; prevómeres mayores; escamoso sin gran proceso anterior, por un mayor grado de osificación del complejo esfenoetmoideo; la cintura pectoral firmisternal; tener uno en lugar de dos carpales centrales; los nasales mayores y suturados entre sí; el dedo V manual apenas con dos falanges en lugar de tres; superficies palmares y plantares cubiertas de numerosos tubérculos; dedos completamente involucrados dentro de la palmeadura interdigital; dedos pediales sin oponibilidad, el primer dedo pedial más corto que el segundo; miembros posteriores más cortos (el talón no alcanza la región escapular ni la orbital cuando el miembro se estira adpreso hacia adelante); los huevos más numerosos, etc. *(cf.* MCDIARMID, 1969: 171-172; 1971: 41). Por otra parte ambos géneros concuerdan en la forma general del paraesfenoides, la fusión del frontoparietal con el proótico, y la reducción de la escotadura dorsal del *foramen magnum*.

El único género de "*Atelopodidae*" cuyo areal se sobrepone al de *Osornophryne* es *Atelopus*, con el cual coincide, entre otros caracteres por tener la cintura pectoral firmisternal. Sin embargo difieren porque en *Osornophryne* el *M. tensor faciae latae* se inserta en el tercio proximal del *M. cruralis;* en *Osornophryne* los frontoparietales están fusionados a los proóticos y en contacto con los nasales; los nasales suturados entre sí (no separados); prevómeres mayores, paraesfenoides con las alas laterales algo inclinadas cranealmente, y con el proceso posterior alcanzando el borde inferior del *foramen magnum;* ceratohial sin proceso anterior; *foramen magnum* no escotado dorsal y profundamente en sen-

tido cranial; sacro con las crestas laterales más ensanchadas; coracoides no fusionado a la clavícula y distalmente mucho más dilatado; dedo V manual sin tres falanges, apenas con dos; palmeaduras de la mano y del pie más desarrolladas; aspecto general decididamente más "bufonoide"; piel de la suprficie ventral verrugosa; huevos menos numerosos; amplexus inguinal. Además comparando a *Osornophryne* con las especies altoandinas de porte "bufonoide" del género *Atelopus*, el primero de estos géneros difiere por tener los miembros proporcionalmente aún más cortos y notablemente más delgados, lo cual parece corresponder a un mecanismo diferente de locomoción (véase tabla I).

Difiere de *Melanophryniscus* por no tener el origen del *M. tensor fasciae latae* confinado al tercio medio del ilium; frontoparietales no fusionados entre sí, fusionados a los proóticos, y posteriormente extendidos hasta el borde superior del *foramen magnum;* nasales no fusionados entre sí; prevómeres mayores; paraesfenoides con las alas inclinadas cranialmente, y con el proceso posterior extendido casi hasta el borde ventral del *foramen magnum;* orbitoesfenoides no fusionado a los huesos adyacentes; ceratohial sin proceso anterior; 6 vértebras presacras en lugar de 8; cintura pectoral no arciferal posteriormente; apenas un carpal central; V dedo manual solamente con dos falanges; huevos con el polo animal no pigmentado; amplexus inguinal.

Se separa de *Dendrophryniscus* por el origen lateral y cranial del *M. tensor fasciae latae;* frontoparietales no soldados entre sí, fusionados a los proóticos, y en contacto con los nasales; paraesfenoides con las alas laterales inclinadas cranialmente y con el proceso posterior casi alcanzando el borde ventral del *foramen magnum;* frontoparietales posteriormente extendidos hasta el *foramen magnum; foramen magnum* menos escotado dorsalmente; proceso anterior del escamoso corto, no bien desarrollado; 6 *(vs.* 8) vértebras presacras; cintura pectoral no arciferal anteriormente; un solo carpal distal; dedo V manual apenas con 2 *(vs.* 3) falanges; aspecto bufoniforme; piel con grandes verrugas.

Comparado con *Crepidophryne* (véase Savage & Kluge, 1961), *Osornophryne* se aparta por tener el coccyx mucho más dilatado lateralmente; fórmula falangeal de la mano 2-2-3-2 *(vs.* 1-2-3-2) ; fórmula falangeal del pie 2-2-3-4-3 *(vs.* 1-2-2-4-2) ; *M. adductor posterior subexternus* presente; 6 *(vs.* 8) vértebras presacras; sacro y *coccyx* fusionados; *M. tensor fasciae latae* más largo; miembros posteriores proporcionalmente más cortos; glándulas parotoideas ausentes; cintura escapular no arciferal; huevos grandes *(vs.* pequeños y numerosos, *cf.* Trueb, 1971: 37) ; nasales suturados entre sí y más desarrollados.

Difiere de *Rhamphophryne* (véase TRUEB, 1971: 6 *et seqq.)* por tener el sacro siempre fusionado al *coccyx;* rostro corto, redondeado en aspecto dorsal, no conspicuamente alargado y con el cráneo menos triangular en aspecto de conjunto y sin las modificaciones osteológicas correlativas; glándulas parotoideas ausentes; cintura pectoral no arciferal; huevos aparentemente menos numerosos; falanges de la mano 2-2-3-2 *(vs.* 2-2-3-3) ; palmeadura más desarrollada en la mano y en el pie, con los dedos menos discernibles; sin filas dorsolaterales definidas de verrugas; piel dorsal y ventralmente más verrugosa; *canthi rostrales* y crestas supraorbitarias prominentes pero romas; tubérculos palmares y plantares articulares y subarticulares similares en forma y tamaño a los tubérculos supernumerarios; prevómeres con el proceso posterior curvado y aguzado; nasales suturados entre sí; frontoparietales fusionados a los proóticos, más rugosos, con la sutura medial más prolongada anteriormente y extendidos posteriormente hasta el borde dorsal del *foramen magnum;* escamoso con la rama posterior más prolongada posteriormente y más prominente dorsalmente; órbitas proporcionalmente mayores; proótico menos expandido anteroposteriormente; fontanela frontal subromboidea, mejor definida; paraesfenoides acuminado en su extremo anterior y con las alas menos anchas; orbitoesfenoides condrificado; foramen del trigémino menos amplio; procesos transversos del sacro más dilatados anteroposteriormente; urostilo extremadamente dilatado lateralmente (no dilatado en *Rhamphophryne, cf.* TRUEB, 1971: fig. 9) ; *M. tensor fasciae latae* mucho más largo y con origen más extensivo.

Una comparación detallada con el género *Bufo* no puede intentarse por ahora, debido a la variabilidad intragenérica de algunos caracteres, el considerable número de especies y la insuficiencia de datos disponibles. Sin embargo, *Osornophryne* puede distinguirse por la ausencia de glándulas parotoideas; la morfología del hioides; por tener 6 *(vs.* 8) vértebras presacras; urostilo muy dilatado; gran desarrollo del integumento interdigital incluyendo tejido carnoso; falanges manuales 2-2-3-2 *(vs.* 2-2-3-3) ; origen del *M. tensor fasciae latae* en una posición anterior; *M. adductor mandibulae externus* ausente (presente en *Bufo);* sacro fusionado a la última vértebra troncal; cintura pectoral firmisternal; huevos con el polo animal no ennegrecido, etc.

Para los caracteres de los 9 restantes géneros paleotropicales de *Bufonidae* consúltese a TIHEN (1960).

SIGNIFICACION ADAPTATIVA Y EVOLUTIVA DE CARACTERES ASOCIADOS CON LA LOCOMOCION

1. *Vértebras presacras.* Dentro de los *Anura* el máximo número de vértebras presacras es de 9, conocido en la familia *Notobatrachidae* (REIG, 1956: 255) del Jurásico inferior y medio de Patagonia, y en la familia viviente *Leiopelmatidae* (RITLAND, 1955; REIG, 1956: 255), si bien ocasionalmente pueden existir solamente 8 vértebras presacras en el género *Ascaphus.* También en *Thoracociliacus rostriceps* Nevo, del Cretáceo inferior de Israel, perteneciente a la familia *Pipidae,* puede haber excepcionalmente 9 vértebras presacras, siendo el número usual de 8 (Nevo, 1968: fig. 14, p. 289).

Todos los casos mencionados de la presencia de esta característica primitiva en los *Anura,* corresponden a representantes del suborden *Archeobatrachia.* Atendiendo a estas circunstancias, GRIFFITHS (1963) conceptuó que los Anura son difiléticos, según se trate de los que poseen 9 vértebras presacras, o de los que poseen 8 o menos. KLUGE & FARRIS (1969: 2-3) no encuentran sostenible esta opinión, e INGER (1967: 372) de antemano había planteado la posibilidad de la reducción del número de presacras a partir de 9 de una línea ("Ascafoide"?) la cual se habría operado independientemente en varias líneas filéticas de *Anura.* Resulta de máximo interés que McDIARMID (1969: 98) identificó 8 vértebras troncales en un ejemplar radiografiado de *Melanophryniscus stelzneri,* lo cual arroja un total de 9 vértebras presacras (incluido el atlas), aun cuando en el restante material de este género, dicho autor halló un total de 8 vértebras presacras.

Dentro de una misma familia de *Anura* es variable el número de vértebras presacras (excluyendo los *Rhynophrynidae,* los *Brachycephalidae sensu stricto* y los *Leptodactylidae* con 8 vértebras) [1], pues existen 7 u 8 en *Bufonidae sensu stricto, Hylidae, Ranidae, Rhacophoridae* y *Microhylidae* (KLUGE & FARRIS, 1969: tab. 1) mientras que en *Ascaphidae* hay 8 (9), *Discoglossidae* 7 (8-9), *Pipidae* 5-6 (7-8) (KLUGE & FARRIS, 1969: tab. 1) y en *Notobatrachidae* 9 (REIG, 1956: 255) [2].

La reducción numérica de las vértebras presacras en los *Anura* ha ocurrido mediante dos procesos:

---

[1] Aunque a veces en los *Leptodactylidae* el atlas puede hallarse fusionado a la primera troncal (LYNCH, 1971: 53).

[2] Cuando aparecen cifras dentro de paréntesis, éstas corresponden al número fundamental de vértebras y así, las cifras no incluidas dentro de paréntesis corresponden al número de vértebras aparente, resultado de la fusión de dos o más de ellas.

a) Desplazamiento de la articulación iliosacral hacia adelante, con lo cual vértebras presacras pueden pasar a ocupar la función de sacras. Este proceso ha sido confirmado por evidencias embriológicas y paleontológicas (para una discusión al respecto véase a REIG, 1956: 264-267). NOBLE (1954: fig. 89) ilustró anomalías de la región sacra en *Atelopus varius* que indican cómo también dentro de los "*Atelopididae*" (sic) se ha manifestado una tendencia hacia este proceso. TIHEN (1960) atribuyó a este mismo proceso la reducción de presacras de 8 a 7 en algunos *Bufonidae* africanos (*Laurentophryne, Mertensophryne, Nectophryne* y *Pelophryne*).

b) Fusión o sinóstosis de dos o más vértebras presacras.

La máxima reducción del número de vértebras presacras, a un total de 6, se halla en los géneros *Hymenochirus* (NOBLE, 1954: 490) del Africa Ecuatorial (familia *Pipidae*), *Oreophrynella* y *Osornophryne*, en los cuales la reducción numérica de vértebras presacras se ha cumplido por la fusión de las vértebras VII, VIII y IX al sacro, para constituir un *synsacrum*. También en el género *Euxenopoides* (*cf.* HAUGHTON, 1931; CASAMIQUELA (1961) del Cretáceo superior y Paleoceno de la Unión Surafricana, perteneciente a la familia *Pipidae* [1], el número de vértebras presacras puede ser de 6, pero oscila entre 6 y 7.

NOBLE (1954: fig. 89) registró casos de *Atelopus varius*, con diversos grados de fusión e incorporación al sacro de las vértebras VIII y IX. Tal variabilidad corroboraría la tendencia evolutiva dentro del proceso ya anotado de reducción de vértebras sacras. Una interesante discusión sobre la variabilidad y tendencia evolutiva dentro de la región sacra en los *Anura* se encuentra en REIG (1956: 262-267). Merece mención el hecho de que en un ejemplar examinado de *Osornophryne percrassa* la vértebra VII muestra aún una sutura entre la diapófisis derecha y el *synsacrum*, mientras que la diapófisis izquierda está completamente fusionada a éste. Finalmente, en otros "*Atelopodidae*", MCDIARMID (1969: 97-99; 1971: 23) ha señalado casos de variación individual en *Atelopus senex* con la fusión de las vértebras IV-V, III-IV o V-VI y en *Dendrophryniscus brevipollicatus*, casos de fusión entre sí de las vértebras II-III o VII-VIII, e inclusive fusión de la VIII con el sacro. Así, pues, en *Oreophrynella* y *Osornophryne* culmina la tendencia de incorporación de las vértebras troncales al sacro, exhibida por otros "*Atelopodidae*".

De los datos anteriores resulta un hecho llamativo como es, que tanto en los *Paleobatrachidae* como en los *Pipidae* y en los "*Atelopodidae*" ha ocurrido independientemente una reducción en el número de vértebras presacras, junto con la formación de un *synsacrum*.

---

[1] La familia *Euxenopodidae* propuesta por CASAMIQUELA (1961) y reconocida por LAURENT (1967: 208) es incluida dentro de las *Pipidae* por NEVO (1968: 298).

Dentro del suborden *Neobatrachia* el grupo que presenta mayor amplitud de variación en cuanto al número de vértebras presacras son los "*Atelopodidae*" ya que se contemplan casos extremos de 6 a 9. Como puede apreciarse, en este grupo no se puede deducir una clara correlación entre el número de vértebras presacras y el tipo de locomoción de los diferentes géneros.

Refiriéndose a los "*Atelopodidae*", McDIARMID (1969: 226; 1971: 49) conceptúa que la abreviación de la columna vertebral debida a la fusión del atlas con la primera vértebra troncal, así como la fusión de la vértebra troncal posterior con el sacro, parecen indicar una estrecha relación con el tipo de locomoción caminadora. Empero, NEVO (1968: 289) opina que no existe una correlación obvia en los *Anura* entre el número de vértebras presacras y el tipo de locomoción y NOBLE (1954: 231) recalca que en el caso de *Hymenochirus* y *Oreophrynella* la reducción no se correlaciona con un tipo particular de *habitat*.

Precisando más, dentro de los "*Atelopodidae*" el número de vértebras presacras varía así: 8 o 9 en *Melanophryniscus*, 8 en *Atelopus*, 7 u 8 en *Dendrophryniscus* y 6 en *Oreophrynella* y *Osornophryne*. Así pues dentro del grupo están representados varios grados de reducción numérica de vértebras presacras.

El atlas aparece fusionado a la primera vértebra troncal en *Atelopus* y *Oreophrynella*, pero una tendencia en este sentido se observa en *Dendrophryniscus* y *Melanophryniscus*. Ninguna tendencia hacia dicha fusión se ha observado en *Osornophryne percrassa* (figura 7) por contraste con *O. bufoniformis* (figura 8), lo cual indica que tal sinóstosis no guarda una estrecha correlación con la locomoción ambulatoria, puesto que *Osornophryne* aparece como un género cuya locomoción es lenta y exclusivamente caminadora.

Para el género *Melanophryniscus*, con 8-9 presacras (McDIARMID, 1969: 1971), BOKERMANN (1967: 302) se refiere a *M. moreirae* en los siguientes términos: "Não saltan; so andam como *Bufo*, desajeitadamente, apoiando as maos e pés". Por su parte McDIARMID (1969: 223-226) constató en la misma especie que la locomoción es más ambulatoria que saltadora, aun cuando conservan la capacidad para el salto.

En cuanto a *Atelopus*, con 8 vértebras presacras, McDIARMID *(loc. cit.)* hace la misma aseveración para cinco especies, hecho corroborado por nuestras observaciones en otras seis especies. Cabe sin embargo la posibilidad de que en *A. spurrelli* (que parece ser la especie con miembros posteriores proporcionalmente más largos), tenga mayor importancia la locomoción saltadora. Algunas especies de *Atelopus* trepan durante la noche a los arbustos (McDIARMID, 1969; 1971: 50).

Dendrophryniscus presenta 7 u 8 vértebras presacras. *D. brevipollicatus* tiene las falanges terminales de los dedos pediales dilatadas en forma de T, en relación con sus hábitos arborícolas, tanto que según CARVALHO (1949) y B. LUTZ *(in* COCHRAN, 1955: 14) desova en las bromeliáceas epífitas y cuando individuos de esta especie son molestados no saltan rápidamente. Por contraste, *D. minutus* no tiene las falanges dilatadas, ni tiene hábitos arborícolas como hemos podido comprobar y se deduce de las notas de campo publicadas por MELIN (1941: 19) y además desova en parajes pantanosos (DUELLMAN & LYNCH, 1969: 238).

Los hábitos de *Oreophrynella,* con seis vértebras presacras [1] son desconocidos, pero al menos en parte, parecen ser arborícolas como se indica más adelante.

Finalmente, las especies de *Osornophryne,* también con 6 vértebras presacras, tienen una progresión exclusivamente ambulatoria y muy lenta. Se observó que la velocidad de desplazamiento en un macho de *O. bufoniformis* es de unos 37 cm. por minuto. Durante la marcha el cuerpo se mantiene horizontal, levantado sobre el suelo inclusive durante las pausas, pudiendo flexar ligeramente el cuello en sentido lateral. Durante el paso se apoya en las tres extremidades restantes. No se logra hacerlas saltar incluso cuando se les estimula adecuadamente.

Puede deducirse que los procesos de reducción en el número de vértebras presacras se han manifestado independientemente en diversas líneas evolutivas de los *Anura* a partir de un número primitivo de 9, incluyendo el suborden *Neobatrachia.* Estas circunstancias indican la posibilidad de que aun dentro de los "*Atelopodidae*", los extremos de reducción hallados en *Osornophryne* y *Oreophrynella* hayan sido independientemente adquiridos, lo cual es confirmado por evidencia adicional derivada de otros caracteres. No puede pormenorizarse por ahora la significación adaptativa del proceso de reducción numérica de las vértebras presacras.

Otra posible adaptación a la marcha ambulatoria en *Osornophryne* es la presencia, en las vértebras troncales, a cada lado del arco neural de un proceso posterior, no articular, dorsal a la postzigapófisis, similar al descrito por MCDIARMID (1969: 100; 1971: 24) para *Dendrophryniscus.*

2. *Urostilo.* El urostilo está fusionado (o articulado mediante dos cóndilos) al sacro en *Atelopus* y en *Melanophryniscus,* y está fusionado en *Dendrophryniscus* y *Oreophrynella* (MCDIARMID 1969: 105-106; 1971: 25-26), como también en *Osornophryne.* De acuerdo con GREEN (1931) la fusión del urostilo existe en las especies acuáticas que no requieren absorción de golpes durante la locomoción, tal como sucede en los *Pipidae*

[1] En este género, la primera vértebra troncal se halla fusionada al atlas.

actuales, y según WHITING (1961) la presencia de una articulación sacro-urostilar movible es propia de *Anura* saltadores. También la sinóstosis entre el sacro y el urostilo representa un incremento en la rigidez del esqueleto, complementada en *Osornophryne* y *Oreophrynella* con la abreviación de la porción presacra del esqueleto axial, como una adaptación a la marcha caminadora lenta, durante la cual no se requiere absorber los golpes que resultan de una locomoción saltadora. Además el urostilo en estos dos géneros coincide por el gran ensanchamiento de las láminas laterales, que podrían interpretarse como diapófisis fusionadas, y así representar un carácter primitivo modificado, pero debido a que ningún género de *Pelobatidae* (familia ancestral de los *Bufonidae* y *Leptodactylidae)* ni de *Leptodactylidae,* presenta una condición semejante, parece más verosímil que se trate de un desarrollo secundariamente adquirido correlativamente con la rigidez del esqueleto axial, sin que esta correlación sea un requisito general de este proceso.

Conviene observar que una característica distintiva de los *Procoela* sería la articulación sacro-coccígea bicondilar (NOBLE, 1954: 495), mientras que en los *Pelobatidae* es monocondilar *(cf.* NOBLE, 1954: 491; LYNCH, 1971: 198), pudiendo en ambos casos llegarse a la fusión. Sin embargo, COPE (1865: 101) describió una articulación monocondilar en *Atelopus flavescens,* pero MCDIARMID (1969: 105) la encontró bicondilar en el material que examinó. En *Rhamphophryne,* TRUEB (1971: 6) la describió como fusionada, monocondilar o débilmente bicondilar. Así pues, aun cuando en los *Leptodactylidae* (grupo fundamental de los "*Procoela*") la articulación es siempre bicondilar (LYNCH, 1971: 198), en algunos *Bufonidae* se ha pasado a partir de esta condición a la monocondilar, y por tanto esta característica no es absolutamente diagnóstica para los "*Procoela*". Además con relación a la articulación sacro-coccígea, TRUEB (1971: 34) comenta para el género *Rhamphophryne:* "The vertebral column tends to be shortened by a reduction in the number of sacral vertebrae. It would seem reasonable to assume that the replacement of a bicondylar sacral-coccygeal articulation with a monocondylar articulation would result in some loss of axial stability. Fusion of the sacrum and coccyx overcomes inherent stability problems at the expense of mobility and axial flexibility posteriorly. Although the three structural conditions, i.e. weak bicondily, monocondily and fusion seem to constitute a natural evolutionary sequence, monocondily and fusion may actually represent two different structural adaptations". Esta última opinión parece constituir la interpretación más acertada, pues en *Osornophryne* ha ocurrido el paso directo de una articulación bicondilar sacro-coccígea a la fusión de estos elementos, sin una adquisición de una condición monocondilar. La información consignada por MCDIARMID (1971: 25-26) insinúa que en otros géneros como *Dendro-*

phryniscus y *Melanophryniscus*, tampoco el paso hacia la condición monocondilar ha sido requisito previo para una fusión sacro-coccígea.

La fusión del sacro con el *coccyx*, sin embargo, no puede interpretarse como un proceso necesariamente concomitante con la reducción en el número de vértebras presacras ya que en el género africano *Wolterstorffina* que presenta 8 vértebras presacras, tal fusión no ha ocurrido como ya lo destacó TRUEB (1971: 37).

3. *Cintura pectoral.* Aun cuando McDIARMID (1969: 227; 1971: 50) admite que se ignoran los aspectos funcionales distintivos relacionados con una cintura pectoral firmisternal o arciferal, conjetura que aparentemente la condición firmisternal en los "*Atelopodidae*" ha sido determinada por el cambio de una locomoción saltatorial hacia la ambulatoria, dando un soporte más rígido a las dos mitades de la cintura escapular para ampliar la sustentación de los miembros.

Osornophryne y *Atelopus* tienen una cintura firmisternal, mientras que en los restantes géneros del grupo es firmisternal anteriormente y arciferal posteriormente, teniendo en *Dendrophryniscus* una menor superposición entre las dos mitades. En cuanto a *Osornophryne* respecta, la condición firmisternal apoya la tesis de McDIARMID. Empero, todos los géneros de "*Atelopodidae*" tienen fusionado el coracoides con la clavícula, salvo *Oreophrynella* y *Osornophryne*.

La condición firmisternal de *Atelopus* y *Osornophryne* parece ser la condición derivada. En efecto, NOBLE (1954) y NEVO (1968: 291) consideran que la firmisternia es condición avanzada, opinión que comparte McDIARMID (1969: 185, 206, 277; 1971), admitiendo con PARKER (1932), GRIFFITHS (1963) y LYNCH (1971: 166) que la firmisternia ha sido adquirida independientemente por varios grupos de *Anura*. Entre los argumentos expuestos por McDIARMID, figura el que la condición arciferal se presenta durante la ontogenia de especies firmisternales. BARRIO (1970: 232) apoya la misma conclusión pero repara en que en los géneros de *Anura* más antiguos conocidos *(Vieraella* y *Notobatrachus*, familia *Notabatrachidae)* la cintura parece haber sido firmisternal, tal como lo planteó REIG (1956: 271) para *Notobatrachus*, sin embargo EATON (1959) la replantea como arciferal.

4. *Aspecto general y longitud relativa del miembro posterior.*

En la tabla I se evalúa la longitud proporcional del muslo y de la pierna en los "*Atelopodidae*". Por los datos consignados se aprecia que *Osornophryne* presenta los miembros posteriores proporcionalmente más cortos que en los restantes géneros (véase además PETERS, 1973: figs. 1-4), aun cuando muestra cierta sobreposición con los valores hallados para *Atelopus*, *Melanophryniscus* y *Rhamphophryne*. Esta circunstancia unida a

su aspecto bufoniforme o "bufonoide" y a la aparente pérdida total de la capacidad saltatorial, se opone a la interpretación de McDIARMID (1969: 227; 1971: 50), según la cual un cuerpo esbelto ("atelopódido") [1] y miembros más alargados (como en *Atelopus* y *Dendrophryniscus)* representarían una adaptación hacia la marcha ambulatoria, mientras que un porte bufoniforme con miembros relativamente cortos (como en *Melanophryniscus* y *Oreophrynella)* representarían una etapa evolutiva más primitiva hacia este tipo de locomoción.

Una abreviación proporcional del miembro posterior también se encuentra dentro de los *Pipidae* recientes, y parece ser en ese caso una condición adaptativa derivada hacia hábitos acuáticos (NEVO, 1968: 293), habiendo perdido la locomoción saltadora.

5. *Morfología de la mano y del pie. Oreophrynella* y *Osornophryne* representan por este aspecto condiciones extremas de adaptación dentro de los "*Atelopodidae*", como antes se consignó.

Los dedos pediales I y II de *Oreophrynella* parecen ser oponibles, por lo cual McDIARMID (1969: 229; 1971: 50) supone que esta característica constituya una adaptación arborícola. En este género, el dedo pedial I es más largo que el dedo II, característica que junto con la oponibilidad, recuerda el género arborícola *Phyllomedusa (sensu lato)* y denota un caso de convergencia evolutiva. En los restantes "*Atelopodidae*" el dedo pedial II es más largo que el I y no hay tendencia observable hacia oponibilidad en los dedos pediales.

Osornophryne se distingue de los otros géneros de "*Atelopodidae*" por la notable reducción en la longitud de los dedos (figura 1), lo cual representa una mayor adaptación hacia hábitos terrestres. Existe cierta semejanza en cuanto a la morfología externa de la mano y el pie entre *Osornophryne, Melanophryniscus, Rhamphophryne* y algunas especies altoandinas de *Atelopus.*

Sin embargo la "palmeadura" interdigital es más desarrollada con relación a la longitud de los dedos, que en cualquier otro género del grupo, lo cual a primera vista insinúa una mayor adaptación para la locomoción acuática. No obstante, individuos de *Osornophryne* colocados en un recipiente poco profundo con agua, y con fondo en plano inclinado continuo con la porción no sumergida, al contrario de lo esperado muestran una incapacidad para impulsarse en el agua, en donde apenas flotan pasivamente y, si permanecen largo rato, llegan a sucumbir ahogados. La brevedad de los miembros posteriores y las concurrentes modificaciones musculares discutidas más adelante, determinan tanto una marcha muy lenta en tierra como la incapacidad para propulsarse en el agua.

---

[1] MIRANDA RIBEIRO (1926: 174) utilizó el calificativo "dendrobatoide" para designar este tipo de cuerpo.

La "palmeadura" de los "*Atelopodidae*" no corresponde a una característica membrana interdigital, pues como McDIARMID (1969: 137: 1971: 33) lo destacó es un grueso repliegue integumentario. OSCAR SCHMIDT (cf. COCHRAN & GOIN, 1970: 120) en la descripción original de *Atelopus pachydermus* ya había señalado el grosor y rigidez que puede alcanzar este repliegue, pero en otros *Atelopus*, principalmente de áreas bajas la "palmeadura" no es tan gruesa ni coriácea, y en general en los "*Atelopodidae*" los dedos sobresalen de la palmeadura por su mayor grosor dorsoventral, pero esta última condición no ocurre en *Osornophryne*, donde el grosor de la palmeadura es tal que impide discernir los dedos al exterior pues éstos tan sólo se destacan de la masa por las sinuosidades que forman las extremidades de las falanges distales (figuras 1 y 3). Esta incorporación de los dedos dentro de una estructura que guarda cierta analogía con las nadaderas de mamíferos acuáticos (*Cetacea, Pinnipedia* y *Sirenia)* impide los movimientos de aducción de los dedos, y la configuración resultante parece representar una ventaja mecánica para la locomoción terrestre, incrementando la superficie de apoyo de los miembros, coadyuvada por la extraordinaria rugosidad de las superficies palmares y plantares.

La "palmeadura" en *Osornophryne* representa una postadaptación o adaptación secundaria, a partir de una estructura destinada a favorecer la eficacia de la locomoción acuática, entendiéndose como postadaptación: "Any change in a faculty, in its form and function, after it has acquired a new biological role through preadaptation is postadaptation. Postadaptional changes result in a more perfect correlation between the biological role and the selection force in a synerg requiring less energy" (BOCK & WAHLERT, 1965: 292).

Por otra parte PETERS (1973: 47) considera que el aspecto bufonoide y el engrosamiento de la "palmeadura" en las especies altoandinas de *Atelopus* (incluyendo "*Atelopus*" *bufoniformis)* "may well be another modification toward heat conservation. It reaches maximum development in *A. bufoniformis*, the taxon which has both the maximum development of the characteristics discussed here and reaches, with *A. ignescens*, maximum altitudes".

Osornophryne conserva un *prepollex*, que como en *Oreophrynella*, tiene su componente esquelético no vestigial ni fusionado al metacarpal I, como sí acontece en los otros géneros de "*Atelopodidae*" y al igual que éstos tiene un *prehallux* representado por elementos esqueléticos. NOBLE (1954: 241-242) considera la presencia de *prepollex* como carácter arcaico, y también la del *prehallux* como posiblemente arcaica, lo cual es ratificado por la presencia de *prepollex* en grupos primitivos tales como *Notobatrachidae*, y de *prepollex* y *prehallux* en *Pipidae*.

Dentro de los "*Atelopodidae*" la fórmula general de falanges manuales de los *Anura,* o sea 2-2-3-3, se ha conservado en *Oreophrynella, Melanophryniscus, Dendrophryniscus brevipollicatus* y en algunas especies de *Atelopus,* pero en los restantes taxa del grupo el dedo I tiene una sola falange (McDiarmid, 1971: 29). Por contraste en *Osornophryne* la reducción en el número de falanges se manifiesta en un sentido contrario, 2-2-3-2, desconociéndose el significado real de esta modificación.

6. *Musculatura extrínseca del miembro posterior* (Figs. 11 a y b). El M. *tensor fasciae latae* alcanza en *Osornophryne* el máximo desarrollo dentro de los *Bufonidae* (al menos dentro de los géneros americanos), por su origen en el tercio anterior del *ilium* y su inserción más distal que en los otros géneros, pues se sitúa en el extremo distal del vientre carnoso de *M. cruralis.* Por lo tanto la función protractora del miembro posterior está más desarrollada que en cualquiera de dichos géneros. El alargamiento de este músculo ha sido correctamente interpretado por McDiarmid (1969: 200; 1971: 50) como una característica avanzada, de especialización desde la locomoción saltadora hasta la marcha ambulatoria. Además en *Osornophryne* este músculo se origina en la superficie lateral del *ilium* (así como en la fascia abdominal adyacente en *O. percrassa)* y se inserta hacia el lado dorsal del borde anterior del muslo (y no hacia el lado ventral de éste, *cf.* McDiarmid, 1969: fig. 1); 1971: fig. 1), lo cual permite al músculo ejercer cierta función de rotación antagónica a la del *M. pectineus.*

La eficacia de la acción del *M. tensor faciae latae* es incrementada por la menor longitud proporcional del muslo con relación a la longitud del cuerpo. De este modo, se ha logrado en *Osornophryne* una adaptación hacia la marcha ambulatoria, pese a la brevedad relativa de los miembros posteriores, por la mayor eficacia de la acción del *M. tensor fasciae latae,* sin requerir una elongación de dichos miembros. Interesa mencionar que aparentemente el único género de *Anura* previamente conocido con una inserción tan distal del *M. tensor faciae latae* es *Rhinophrynus (cf.* Dunlap, 1960: 6), género con el miembro posterior particularmente modificado para hábitos minadores.

El *M. adductor magnus* en *Osornophryne* es un grueso músculo con amplio origen en forma de abanico; hace las veces de aductor, depresor (por su inserción tendinosa en el lado dorsal de la aponeurosis de la rodilla) y, por su inserción parcial en la cresta pectínea, opera también en parte como antagónico de la rotación producida por el *M. pectineus* y como sinérgico de la rotación ejercida por el *M. tensor fasciae latae.*

En los restantes "*Atelopodidae*" el *M. pectineus* tiene un amplio origen en forma de abanico que en *Osornophryne* se reduce a la región isquiática, lo cual favorece su capacidad de protracción del muslo, así como

de deprimirlo y rotarlo (debido a su inserción en la cresta pectínea); además contribuye a su efectividad la longitud relativamente corta del muslo. Su inserción se sitúa hacia la mitad del muslo.

El *M. cruralis*, que actúa como extensor de la pierna, es más robusto en *Osornophryne* que en *Atelopus*.

El *M. semitendinosus*, que se desempeña como flexor crural, tiene en *Osornophryne* un largo tendón de inserción que se une a los tendones del *M. gracilis* (flexor crural) y del *M. sartorius* (protractor del miembro y flexor crural). *Osornophryne* coincide esencialmente con los otros géneros de "*Atelopodidae*" en tener asociados los tendones de los *Mm. sartorius* y *semitendinosus*, pero a éstos se agrega el tendón de inserción del *M. gracilis* que se asocia en una posición dorsal con respecto a los dos anteriores.

Por los caracteres discutidos puede concluirse que el género *Osornophryne* presenta simultáneamente caracteres avanzados a la par que otros netamente primitivos. La extrema reducción del número de vértebras presacras, que relacionaría a este género con *Oreophrynella*, ciertamente es el resultado de un proceso evolutivo independiente. Tiene interés destacar que *Oreophrynella* [1] es un endemismo restringido a los cerros Auyantepui y Roraima, encontrándose completamente aislado de los altos Andes de Colombia y Ecuador, por amplias barreras ecológicas y fisiográficas, lo cual sustenta la noción de que ambos géneros se diferenciaron bajo condiciones de amplio aislamiento geográfico.

ADAPTACIONES PROTECTORAS

1. *Integumento*. La piel de *Osornophryne* muestra el máximo desarrollo de verrugas dentro de los "*Atelopodidae*", puesto que se hallan esparcidas inclusive en toda la superficie de las partes inferiores.

Un examen futuro de las glándulas cutáneas puede revelar una intensa actividad secretora de glándulas venenosas. Los individuos exhalan un suave olor *sui generis*, similar al de algunas especies de *Atelopus*, cuya función podría ser protectora o de intercomunicación.

---

[1] Se han descrito dos especies en este género, *Oreophrynella quelchii* (BOULENGER, 1895) de la cima del Cerro Roraima, Estado Bolívar, Venezuela, cerca a la frontera con Guyana, y *O. macconnelli* BOULENGER, 1900, de la base de la citada montaña en Venezuela a 3500 pies de elevación. Esta última especie ha sido tratada como subespecie de *O. quelchii* por RIVERO (1961: 175). *O. q. quelchii* se conoce de los sectores brasileño, guyanés y venezolano del Cerro Roraima (RIVERO, *id.)* así como por un ejemplar del Auyantepui, Estado Bolívar, Venezuela, mencionado por GINÉS (1959: 138).

Exceptuando *Melanophryniscus*, *Osornophryne* se diferencia de los demás géneros de "*Atelopodidae*" por la tendencia hacia la coosificación de la piel que recubre la porción superior de la superficie dorsal de los huesos frontoparietales y las porciones inmediatas de los proóticos. En algunos *Melanophryniscus*, particularmente *M. rubriventris*, hay también ornamentación en el frontoparietal, y dentro del mismo género puede haber también ornamentación en los huesos nasales (McDiarmid, 1969: 4-46; 1971: 12) pero el fronto-parietal no se fusiona al proótico. Estas características, así como la fusión del proótico con el interparietal y la existencia de una sutura internasal, posiblemente corresponden a un mismo complejo adaptativo cuyo significado funcional resta por esclarecer.

Al respecto conviene reparar en que la coosificación de la piel al cráneo en los *Anura* ha sido interpretada como una adaptación protectora, relacionada con un comportamiento fragmótico (que implica el uso de la cabeza para cerrar el acceso a la oquedad en que el individuo se refugia), y que además reduce las posibilidades de deshidratación corporal en ambientes áridos (véase Trueb, 1970: 701-702). Hasta el momento no se ha observado dicho comportamiento en *Osornophryne*, y por otra parte el macroclima del área que ocupa el género mantiene una humedad ambiental muy elevada, que solamente disminuye por efectos de una prolongada insolación en días muy despejados. Tampoco existen indicios de que *Osornophryne* tenga hábitos minadores, pese a sus aparentes hábitos criptozoicos.

2. *Coloración*. La coloración de las partes superiores en *Osornophryne* es parda o negruzca, como en *Melanophryniscus* y *Oreophrynella quelchii quelchii*, confiriéndoles capacidad de mimetizarse. En *Dendrophryniscus* la tonalidad dorsal le permite mimetizarse con el follaje seco (Cochran, 1955: 12; Ruiz, en preparación). En *Oreophrynella quelchii macconnelli* presenta pequeñas manchitas amarillentas, y en las especies de *Atelopus* el colorido puede ser variegado de vivos colores con una función aposemática aun cuando en algunas especies pueda ser mimética.

El colorido de las partes inferiores en *Osornophryne percrassa* posiblemente tienen función aposemática, debido a la constancia de manchas amarillas que resaltan sobre fondo negro. En *O. bufoniformis* este colorido tendría poco valor funcional; solamente en sendos ejemplares de Santa Bárbara, provincia del Napo, Ecuador, Peters (1973: 20) señaló pústulas ventrales rojas o amarillas. Coloridos aposemáticos también se encuentran en las partes inferiores de *Melanophryniscus*, *Atelopus* y *Oreophrynella*.

La funcionalidad de la coloración aposemática de las partes inferiores depende de la posibilidad de exhibirla ante un predador. Así queda demostrado por la actividad defensiva mediante el llamado "unken reflex" (Noble, 1954: 380), consistente en que el individuo volteándose sobre la

superficie dorsal, expone la ventral, cierra los párpados, disminuye los movimientos respiratorios y aumenta la secreción de la piel. Este comportamiento ha sido señalado en 1927 por FERNÁNDEZ para *Melanophryniscus stelzneri*, por COCHRAN (1955: 12) en *Dendrophryniscus brevipollicatus*, y ahora en *Dendrophryniscus minutus* (RUIZ en preparación). Las especies de *Atelopus* y *Osornophryne* tampoco son excepción a este comportamiento.

No sobra advertir que en *O. bufoniformis* se ha observado un comportamiento defensivo consistente en que el individuo permanece inmóvil con los miembros aducidos y flexados.

3. *Hábitos criptozoicos.* Todos los ejemplares del género *Osornophryne* que hemos coleccionado, lo han sido durante el día, ocultos bajo piedras *(O. bufoniformis* y *O. percrassa)* o bajo tallos postrados de frailejones *(Espeletia hartwegiana)* en sitios húmedos pero no encharcados *(O. bufoniformis)*.

Repárese en que los hábitos criptozoicos tienen gran significación pues reducen o eliminan la necesidad de una locomoción saltadora rápida para evitar la depredación.

Exámenes de contenidos intestinales de *O. percrassa* permitieron identificar restos de coleópteros de la familia *Curculionidae*, que dada su frecuencia y sus limitados movimientos convienen a una dieta de anuros tan sedentarios. Aun cuando la actividad de *Melanophryniscus moreirae* es mucho mayor, su dieta consta principalmente de hormigas, ácaros y coleópteros (BOCKERMANN, 1967: 305).

ADAPTACIONES REPRODUCTIVAS EN "ATELOPODIDAE"

1. *Amplexus.* Juzgando por el crecido número de especies en que se conoce el comportamiento ampléctico previo a la fertilización, el amplexus pélvico, lumbar o inguinal es característico, sin excepciones conocidas, de las especies del suborden *Archeobatrachia* [1], mientras que con algunas excepciones, un amplexus axilar, pectoral, anterior o torácico, caracteriza a las especies del suborden *Neobatrachia.* Todas las excepciones hasta ahora conocidas dentro de los *Neobatrachia*, corresponden a la familia *Leptodactylidae* y se trata de las subfamilias australo-papuásicas *Cycloraninae* [2] y *Myobatrachinae* (LYNCH, 1971: 23, 75, 90). A éstas, según supone

[1] LAURENT (1967: 208) asigna la familia *Microhylidae* al suborden *Archeobatrachia*, y otros autores también acuerdan una posición filogenéticamente primitiva para esta familia, que presenta amplexus axilar. No obstante las afinidades de esta familia son aún muy controvertidas y posiblemente haya de referirse a los *Neobatrachia*.

[2] STRAUGHAN *(in* LYNCH, 1971: 23, nota 1) plantea sin embargo algunas observaciones de amplexus axilar en especies de la subfamilia *Cycloraninae*.

LYNCH (1971: 104, 204-205), posiblemente hayan de agregarse la subfamilia *Heleophryninae* de Sud-Africa, y el género sudamericano *Thoropa* (subf. *Telmatobiinae)*. Finalmente en el género suramericano *Batrachyla* (subf. *Telmatobiinae)*, una de las especies *(B. taeniata)* tiene amplexus axilar (LYNCH, 1971: 23), en tanto que otra *(B. antartandica)* lo tiene inguinal (BARRIO, 1967).

Como en los *Neobatrachia* se conocía un amplexus inguinal solamente dentro de la familia *Leptodactylidae*, resulta de enorme interés el hallazgo de la misma modalidad de amplexus en las dos especies del género *Osornophryne* (Figs. 12 y 13) y con ello, por primera vez en la familia *Bufonidae* [1].

Importa recalcar en cuanto a los "*Atelopodidae*", que con la posible excepción de *Oreophrynella* (género del cual se ignora su comportamiento ampléctico), los restantes géneros hasta ahora conocidos tienen amplexus axilar *(Atelopus ignescens*, PETERS, 1973: 26; *Atelopus varius*, STARRETT, 1967: 195; MCDIARMID, 1971: lámina coloreada sin número; *Melanophryniscus stelzneri*, FERNÁNDEZ, 1927; *M. moreirae*, BOCKERMANN, 1967: 303 y STARRETT, 1967: 199; *Dendrophryniscus minutus*, MELIN, 1941: 19 y DUELLMAN & LYNCH, 1969: 238). Nuestras observaciones sobre otras especies de *Atelopus (A. ebenoides, A. ignescens, A. nicefori, A. pedimarmoratus, A. walkeri* y otra especie aún no descrita) nos permiten conjeturar que el amplexus axilar sea extensivo a todas las especies del género.

Varios autores, entre ellos NOBLE (1954: 75-76), TIHEN (1965), LAURENT (1967: 209) y LYNCH (1971: 22-24) confieren significación filogenética al tipo de amplexus, y tanto TIHEN como LYNCH consideran que se ha operado una evolución probablemente irreversible desde el tipo pélvico al axilar.

Sin embargo, NOBLE (1954: 76) advirtió que el amplexus ocasionalmente podía ser pélvico en especies muy robustas. En representantes del suborden *Neobatrachia,* como acontece en *Bufo, Eleutherodactylus* y *Pleurodema,* así como en los *Microhylidae,* el amplexus es axilar a pesar de su cuerpo rechoncho, lo cual desvirtúa que esta característica por sí misma sea determinante del tipo de amplexus.

También confirma esta conclusión la notable variación intergenérica en cuanto al aspecto corporal de los géneros de *Leptodactylidae* australianos con amplexus inguinal, pues considerando la longitud tibiofibular como porcentaje de la longitud cabeza-cuerpo, se obtienen valores extremos que oscilan entre 27-37% en *Pseudophryne* y 30-57% en *Limnodynastes* (datos adaptados de MOORE, 1961), cuya gama de variación se sobrepone

[1] KUHN (1965) refirió el género *Myobatrachus* a la familia *Bufonidae,* pero LYNCH (1971) lo incluye dentro de los *Leptodactylidae.*

tanto con los valores correspondientes a *Osornophryne* (con amplexus inguinal) como con los valores obtenidos para los otros géneros de "*Atelopodidae*" cuyo amplexus es axilar.

Por otra parte LYNCH (1971: 22) comenta que en agrupaciones de *Bufo*, los machos pueden mostrar variaciones menores, temporales o fortuitas del amplexus axilar característico de este género. Por lo que antecede se considera que el amplexus inguinal representa un carácter primitivo persistente y de gran interés filogenético en *Osornophryne*, y por ende dentro de los *Bufonidae*.

2. *Huevos.* A pesar de conocer el ambiente ecológico, los hábitos terrícolas, la incapacidad de locomoción acuática y las características de los huevos, no puede hacerse un pronunciamiento sobre los hábitos de crianza en *Osornophryne*.

Los huevos en este género, por su número no elevado, tamaño relativamente grande y ausencia de melanina en el polo animal muestran una condición derivada, que coincide precisamente con las características de los *Amphibia* que tienen desarrollo directo (GOIN & GOIN, 1962: 396), esto es, sin etapas larvarias de vida libre.

Huevos sin concentración apreciable de melaninas existen solamente en dos géneros de "*Atelopodidae*", *Oreophrynella* y *Atelopus*, pero se ignoran por completo los hábitos reproductivos de *Oreophrynella* así como de la mayor parte de las especies de *Atelopus*. Según CARVALHO (1949) los huevos en *Dendrophryniscus brevipollicatus* son amarillos, pero MCDIARMID (1969: 145-146; 1971: 35) asegura que el polo animal en los huevos de las dos especies observadas por disección *(D. brevipollicatus* y *D. minutus*, lo cual confirman DUELLMAN & LYNCH [1969: 238] para *D. minutus)* es pigmentado; es de anotar que en este género el desarrollo incluye un estado larvario.

Los huevos de *Atelopus* carecen de acumulación de melaninas (TAYLOR, 1952: 627; STARRETT, 1967: 196, 200; DUELLMAN & LYNCH 1969: 238; MCDIARMID, 1969: 144; 1971: 34) como lo confirman nuestras observaciones en otras especies *(A. ebenoides, A. ignescens, A. nicefori, A. pedimarmoratus, A. walkeri* y otra especie indescrita), lo cual sugeriría *a priori* un desarrollo directo, a pesar de que son puestos en agua y el desarrollo incluye estados larvales libres como STARRETT (1967) señaló en *A. varius* y se ha corroborado en otras especies (DUELLMAN & LYNCH, 1969: RUIZ Y DE PÉREZ, en preparación).

También en otros géneros de *Amphibia* el incremento del contenido de vitelo y la depigmentación de los huevos, no conllevan un desarrollo extra-acuático, ni directo. Así por ejemplo, en el género *Rana*, cuya postura es numerosa y los huevos presentan un polo animal intensamente

pigmentado, *Rana graminea* presenta huevos relativamente grandes, carentes de melanina y son puestos en el agua, bajo rocas (POPE, 1931) y en las salamandras del género *Manculus*, que presentan etapas larvarias libres, también los huevos son comparativamente grandes y son fijados al envés de hojas flotantes (NOBLE, 1954: 55). Otros casos análogos son los géneros *Hylella* (STARRETT, 1960), *Ascaphus, Staurois* (LIU, 1950), *Scutiger* y *Aelurophryne* (STARRETT, 1969) y el género *Barbourula (Pelobatidae)*, según INGER (1954: 211-212), a pesar de sus hábitos acuáticos. Además, dentro de un mismo género puede haber considerable variación intraespecífica en cuanto al patrón de reproducción, pues, por ejemplo, en el género *Rhacophorus (Rhacophoridae)* la postura es usualmente numerosa, pero ya en *R. lisobrachius* de las montañas de Filipinas, los huevos son relativamente grandes (INGER, 1954: 391), mientras que en *R. microtympanum* de las montañas de Ceilán, la postura ya no se realiza en un nido grande de espuma, se ha reducido a unos 20 huevos grandes, y el desarrollo es directo (KIRTISINGHE, 1957).

Tampoco existe una correlación absoluta entre huevos relativamente grandes y pérdida de pigmento, pues *Crepidophryne* produce huevos depigmentados pequeños y numerosos (TRUEB, 1971: 37) mientras que *Bufo* con 31 a 30.000 huevos, tiene huevos pigmentados (MCDIARMID, 1971: 54).

Parece más aceptable generalizar que el incremento en vitelo y en tamaño de los huevos, representa una adaptación independiente adquirida en diferentes líneas evolutivas de *Amphibia*, destinada a permitir una aceleración del desarrollo embrionario anterior a la eclosión, como respuesta a factores ecológicos limitantes, según fue insinuado por LUTZ (1948) y TIHEN (1960) y por tanto estas características son compartidas por las especies que poseen un desarrollo directo, sin que les sean exclusivas.

Así, en lo que respecta a *Atelopus* se comparte la opinión de STARRETT (1967: 201) en el sentido de que huevos de mayor tamaño permiten una mayor reserva de vitelo, que capacita a las larvas para tener mayor tamaño y robustez al nacer, lo cual es una ventaja para nadar y adherirse a las rocas en ambientes reótopos, siendo probable una menor disponibilidad de alimento para larvas más delicadas en estos ambientes que en los lénticos.

Por otra parte las temperaturas ambientales bajas retardan la velocidad de embriogénesis, y es notable que MOORE (1963: 330-331, fig. 15) demostró en *Rana pipiens* una clara tendencia hacia el mayor tamaño de los huevos en relación inversa con la temperatura ambiental.

Finalmente, dada la incapacidad de las especies de *Osornophryne* para la natación, o para trepar en vegetación arbustiva o arbórea, podría descartarse la posibilidad de que estas especies desoven en arroyos, charcas o en bromeliáceas epífitas, quedándoles sólo la posibilidad de hacerlo en pe-

tanto con los valores correspondientes a *Osornophryne* (con amplexus inguinal) como con los valores obtenidos para los otros géneros de "*Atelopodidae*" cuyo amplexus es axilar.

Por otra parte LYNCH (1971: 22) comenta que en agrupaciones de *Bufo*, los machos pueden mostrar variaciones menores, temporales o fortuitas del amplexus axilar característico de este género. Por lo que antecede se considera que el amplexus inguinal representa un carácter primitivo persistente y de gran interés filogenético en *Osornophryne*, y por ende dentro de los *Bufonidae*.

2. *Huevos*. A pesar de conocer el ambiente ecológico, los hábitos terrícolas, la incapacidad de locomoción acuática y las características de los huevos, no puede hacerse un pronunciamiento sobre los hábitos de crianza en *Osornophryne*.

Los huevos en este género, por su número no elevado, tamaño relativamente grande y ausencia de melanina en el polo animal muestran una condición derivada, que coincide precisamente con las características de los *Amphibia* que tienen desarrollo directo (GOIN & GOIN, 1962: 396), esto es, sin etapas larvarias de vida libre.

Huevos sin concentración apreciable de melaninas existen solamente en dos géneros de "*Atelopodidae*", *Oreophrynella* y *Atelopus*, pero se ignoran por completo los hábitos reproductivos de *Oreophrynella* así como de la mayor parte de las especies de *Atelopus*. Según CARVALHO (1949) los huevos en *Dendrophryniscus brevipollicatus* son amarillos, pero MCDIARMID (1969: 145-146; 1971: 35) asegura que el polo animal en los huevos de las dos especies observadas por disección (*D. brevipollicatus* y *D. minutus*, lo cual confirman DUELLMAN & LYNCH [1969: 238] para *D. minutus*) es pigmentado; es de anotar que en este género el desarrollo incluye un estado larvario.

Los huevos de *Atelopus* carecen de acumulación de melaninas (TAYLOR, 1952: 627; STARRETT, 1967: 196, 200; DUELLMAN & LYNCH 1969: 238; MCDIARMID, 1969: 144; 1971: 34) como lo confirman nuestras observaciones en otras especies (*A. ebenoides*, *A. ignescens*, *A. nicefori*, *A. pedimarmoratus*, *A. walkeri* y otra especie indescrita), lo cual sugeriría *a priori* un desarrollo directo, a pesar de que son puestos en agua y el desarrollo incluye estados larvales libres como STARRETT (1967) señaló en *A. varius* y se ha corroborado en otras especies (DUELLMAN & LYNCH, 1969: RUIZ y DE PÉREZ, en preparación).

También en otros géneros de *Amphibia* el incremento del contenido de vitelo y la depigmentación de los huevos, no conllevan un desarrollo extra-acuático, ni directo. Así por ejemplo, en el género *Rana*, cuya postura es numerosa y los huevos presentan un polo animal intensamente

pigmentado, *Rana graminea* presenta huevos relativamente grandes, carentes de melanina y son puestos en el agua, bajo rocas (POPE, 1931) y en las salamandras del género *Manculus*, que presentan etapas larvarias libres, también los huevos son comparativamente grandes y son fijados al envés de hojas flotantes (NOBLE, 1954: 55). Otros casos análogos son los géneros *Hylella* (STARRETT, 1960), *Ascaphus, Staurois* (LIU, 1950), *Scutiger* y *Aelurophryne* (STARRETT, 1969) y el género *Barbourula (Pelobatidae)*, según INGER (1954: 211-212), a pesar de sus hábitos acuáticos. Además, dentro de un mismo género puede haber considerable variación intraespecífica en cuanto al patrón de reproducción, pues, por ejemplo, en el género *Rhacophorus (Rhacophoridae)* la postura es usualmente numerosa, pero ya en *R. lisobrachius* de las montañas de Filipinas, los huevos son relativamente grandes (INGER, 1954: 391), mientras que en *R. microtympanum* de las montañas de Ceilán, la postura ya no se realiza en un nido grande de espuma, se ha reducido a unos 20 huevos grandes, y el desarrollo es directo (KIRTISINGHE, 1957).

Tampoco existe una correlación absoluta entre huevos relativamente grandes y pérdida de pigmento, pues *Crepidophryne* produce huevos depigmentados pequeños y numerosos (TRUEB, 1971: 37) mientras que *Bufo* con 31 a 30.000 huevos, tiene huevos pigmentados (MCDIARMID, 1971: 54).

Parece más aceptable generalizar que el incremento en vitelo y en tamaño de los huevos, representa una adaptación independiente adquirida en diferentes líneas evolutivas de *Amphibia*, destinada a permitir una aceleración del desarrollo embrionario anterior a la eclosión, como respuesta a factores ecológicos limitantes, según fue insinuado por LUTZ (1948) y TIHEN (1960) y por tanto estas características son compartidas por las especies que poseen un desarrollo directo, sin que les sean exclusivas.

Así, en lo que respecta a *Atelopus* se comparte la opinión de STARRETT (1967: 201) en el sentido de que huevos de mayor tamaño permiten una mayor reserva de vitelo, que capacita a las larvas para tener mayor tamaño y robustez al nacer, lo cual es una ventaja para nadar y adherirse a las rocas en ambientes reótopos, siendo probable una menor disponibilidad de alimento para larvas más delicadas en estos ambientes que en los lénticos.

Por otra parte las temperaturas ambientales bajas retardan la velocidad de embriogénesis, y es notable que MOORE (1963: 330-331, fig. 15) demostró en *Rana pipiens* una clara tendencia hacia el mayor tamaño de los huevos en relación inversa con la temperatura ambiental.

Finalmente, dada la incapacidad de las especies de *Osornophryne* para la natación, o para trepar en vegetación arbustiva o arbórea, podría descartarse la posibilidad de que estas especies desoven en arroyos, charcas o en bromeliáceas epífitas, quedándoles sólo la posibilidad de hacerlo en pe-

queñas oquedades inundables o en sitios protegidos húmedos pero no anegadizos, y de que llegasen a carecer de un desarrollo larvario directo.

Además existen diferencias intergenéricas en cuanto a la disposición de los huevos en el momento de la postura. Así en *Melanophryniscus* y en *Dendrophryniscus brevipollicatus* la ovoposición se lleva a cabo en grupos pequeños, con los huevos adheridos entre sí, o "ristras" (BOCKERMANN, 1967: 304; STARRETT 1967: 199, fig. 2B), mientras que en *Atelopus* (STARRETT, 1967: 196, fig. 2A) los huevos son puestos en fila, "ristras" o "cordones" simples y lo mismo ocurre en el caso de *Dendrophryniscus minutus* (DUELLMAN & LYNCH, 1969: 238). En todas las especies de *Bufo* en que se conoce este carácter, la postura es en ristras, salvo en *B. marmoreus* y *B. punctatus* en los cuales parece ser una condición derivada independientemente adquirida por cada especie (*cf.* BLAIR, 1969: 322). STARRETT (1967: 200-201) indica que esta misma condición ocurre en *Staurois,* que desova en aguas de curso rápido, y lo interpreta como una adaptación para proteger los huevos de la corriente, fijándolos a piedras o palos. Sin embargo las especies de *Bufo* usualmente desovan en charcas de aguas tranquilas. El tipo de postura en los "*Atelopodidae*" ancestrales fue probablemente en ristras, lo cual tuvo un valor preadaptativo para la postura en corrientes rápidas (condición mantenida por *Atelopus* que le ha permitido ocupar áreas montañosas) y de esta condición independientemente se derivó la postura en grupos pequeños presente en *Melanophryniscus* y *Dendrophryniscus brevipollicatus.*

3. *Larvas.* Como ya se advirtió, se desconocen las larvas de *Osornophryne* y de *Oreophrynella;* sin embargo creemos conducente discutir las principales características larvarias que son relievantes para los planteamientos filogenéticos que se ofrecen más adelante.

En cuanto a sus larvas, *Atelopus* representa un extremo de adaptación único dentro de los *Bufonidae* por el desarrollo de un gran disco suctorial, ventral, posterior a la boca (registrado en *A. varius,* STARRETT, 1967: 199, fig. 3; *A. spumarius,* DUELLMAN & LYNCH, 1969: 232-233, fig. 1; *A. cetus,* DUELLMAN & LYNCH, 1969: 234, fig. 2 y confirmado en *A. ebenoides, A. pedimarmoratus, A. nicefori, A. subornatus* y en *A. walkeri* por RUIZ, en preparación). Esta condición ha permitido al género las ecesis de altas montañas y revela un notable caso de homeoplasia con las larvas del género indomalayo *Staurois* (familia *Ranidae) (cf.* NOBLE, 1954: 64, 522, fig. 23). Constituye evidencia indirecta de su éxito adaptativo el que la mayoría de sus especies habita en regiones montañosas, con una distribución vertical de conjunto prácticamente desde el nivel del mar hasta más de 4.000 m., y que sea del género de "*Atelopodidae*" con mayor número de especies descritas.

El tubo anal ocupa una posición medioventral y el espiráculo se halla situado del lado izquierdo en las larvas de *Atelopus* (referencias arriba citadas); en *Dendrophryniscus brevipollicatus* y *D. minutus* el tubo anal es dextral y el espiráculo es sinistral (CARVALHO, 1949; DUELLMAN y LYNCH, 1969: 237, fig. 4)[1], en *Melanophryniscus moreirae* (BOCKERMANN, 1967: 302, fig. 1-3, 5-6; STARRETT, 1967: 200, fig. 4) y en *M. stelzneri* (FERNÁNDEZ, 1927) también el espiráculo es sinistral, y el tubo anal es dextral, al menos en *M. moreirae* (según STARRETT, 1967: 203, copia corregida por la autora) pero medial según DUELLMAN & LYNCH (1969: 238) y KLUGE & FARRIS (1969: 31).

Atendiendo a la posición del tubo anal, y siguiendo a INGER (1967: 375) podría considerarse la posición dextral como la derivada; sin embargo no puede atribuirse mucho valor a esta característica según NOBLE (1927: 74) y KLUGE & FARRIS (1969: 31) quienes señalan inclusive casos de polimorfismo dentro de una misma especie del género *Heleioporus (Leptodactylidae)* de acuerdo con datos proporcionados por Lee. Además la posición del tubo anal es un carácter variable dentro del género *Bufo*.

En lo tocante a la posición del espiráculo, ésta coincide al menos con la mayoría de los *Bufonidae*, pero en vista de lo expuesto por KLUGE & FARRIS (1969: 26-30) esta característica debe interpretarse con reservas.

COMENTARIOS FILOGENÉTICOS. PETERS (1973: 2) delimitó con un criterio fenético dos grupos en las especies ecuatorianas del género *Atelopus*. El primero de ellos, el grupo *longirostris*, corresponde a especies esbeltas y con miembros largos, que habitan en zonas bajas, mientras que el grupo *ignescens*, está integrado por 7 especies (entre ellas "*Atelopus*" *bufoniformis)*, con porte "bufonoide" y miembros relativamente cortos, las cuales se encuentran principalmente a considerables elevaciones en las montañas. Según el mismo autor, cada una de las especies del grupo *ignescens* se deriva de invasiones separadas provenientes de zonas bajas, que han adquirido caracteres semejantes; de estas especies, "*A*" *bufoniformis* representa la etapa culminante dentro del grupo en cuanto a la adaptación en las zonas altas, y parece ser un derivado comparativamente reciente del "stock" de *A. ignescens*, quizás aún mejor adaptado a las condiciones ambientales de los páramos (PETERS, 1973: 46, 47-48).

Como se aprecia en seguida, existen argumentos que impiden considerar a *Osornophryne bufoniformis* como un derivado de *Atelopus ignescens*, a pesar de que el único género de "*Atelopodidae*", que es simpátrico con *Osornophryne* es *Atelopus*, y de que precisamente *O. bufoniformis* y *A. ignescens* son simpátricas.

---

[1] Las notas de DUELLMAN & LYNCH (1969: 236-238, fig. 4) se basan en *Atelopus minutus*, especie sobre cuya posición genérica oportunamente estos autores expresaron reservas, y que McDIARMID (1969: 169) transfirió al género *Dendrophryniscus*.

Favorecen el criterio de considerar a *Atelopus* como el género filogenéticamente más próximo a *Osornophryne* los siguientes factores:

1. Ambos son los únicos géneros de *Bufonidae* neotropicales con firmisternia.

2. Cotejando minuciosamente las características consignadas en la descripción de *Osornophryne* con las de *Atelopus*, resulta que los caracteres distintivos de *Osornophryne* en su casi totalidad pueden concebirse como modificaciones o etapas más avanzadas de los existentes en *Atelopus*, lo cual induciría a suponer que *Osornophryne* efectivamente se derive de *Atelopus*.

Son excepciones a este planteamiento:

1. El amplexus inguinal de *Osornophryne* que contrasta con el amplexus axilar o pectoral de *Atelopus* (incl. *A. ignescens*) y de los restantes *Bufonidae*. Como se discutió previamente en otro lugar del presente trabajo, existen bien fundadas razones para suponer que el amplexus inguinal es una característica primitiva, siendo la condición avanzada (y probablemente irreversible) el amplexus axilar.

2. La ausencia del proceso anterior del ceratohial (como en *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus* y *Oreophrynella*) el cual sí está representado en *Atelopus* como una condición derivada según MCDIARMID (1971: 44).

3. Otras características aparentemente primitivas que separan a *Osornophryne* de *Atelopus* son: el no tener el atlas fusionado a la primera vértebra troncal en *O. percrassa* (como en *Dendrophryniscus* y *Melanophryniscus*) pero esta característica muestra cierta variabilidad ontogenética e intraespecífica en *Atelopus* (MCDIARMID, 1971: 23) y en *O. bufoniformis* dicha fusión se presenta; el coracoides suturado (no fusionado) a la clavícula y los frontoparietales suturados, no fusionados entre sí como en los restantes géneros. No obstante, las características enumeradas pueden haber sido secundariamente adquiridas mediante un retardo o detención del proceso de osificación y carecer por tanto de mayor significación filogenética.

En consecuencia, y tomando en cuenta que *Atelopus* es el género que dentro de los "*Atelopodidae*" muestra una mayor gama de estadios evolutivos reconocibles dentro de sus caracteres, parece más admisible suponer que *Osornophryne* se diferenció en los Andes del norte de Suramérica a partir de una fílada ancestral antigua común con la de *Atelopus*, y que la adquisición de ciertos rasgos genéricos similares entre *Osornophryne* y las especies altoandinas de *Atelopus* se operó por un proceso de convergencia.

Las singulares especializaciones de la columna vertebral de *Oreophrynella* y *Osornophryne*, que sugieren ciertamente a primera vista una rela-

ción filogenética más o menos estrecha entre ambos géneros, constituyen un caso extraordinario de convergencia adaptativa entre estirpes geográficamente muy distanciadas en montañas elevadas. En efecto, como McDIARMID (1971) ha postulado, *Oreophrynella* es un género relictual proveniente de una fílada diferenciada en el Cretáceo o Terciario Temprano por la pérdida del *M. adductor mandibulae subexternus* y el cambio de curso del nervio trigémino.

SINOPSIS DE LAS ESPECIES DEL GENERO

Clave.

A. Piel dorsal cubierta de pequeñas verrugas bajas o aplanadas, con algunas verrugas mayores en el área mediodorsal y a lo largo de las líneas dorsolaterales (pero usualmente sin formar crestas definidas de verrugas); ventralmente cubierta de verrugas redondeadas grandes; cuerpo moderadamente rechoncho; rostro (aspecto lateral) proyectado ligeramente por delante del labio superior, describiendo un trazo convexo (figura 4); *canthi rostrales* prominentes, en vista dorsal convergen fuertemente entre sí describiendo un amplio arco desde el nivel de las narinas con una breve proyección medial anterior, separados entre sí por una concavidad longitudinal poco conspicua y cubierta de verrugas (figura 3-b); región loreal vertical o ligeramente cóncava, dilatándose ligeramente a medida que se acerca al labio superior; longitud de la cabeza equivalente al 26.5-35% de la longitud rostrocloacal; anchura de la cabeza equivalente al 92.5-103% de su longitud; origen del *M. tensor fasciae latae* limitado al *ala ossis ilii;* partes superiores (especímenes en líquido) pardas variando entre *Seal Brown* y *Clove Brown* o negras (en algunos ejemplares ecuatorianos tienen vermiculaciones de un tono más claro de pardo, *fide* PETERS, 1973: 20); partes inferiores, incluyendo el labio superior, amarillento ocráceo pálido (o con el vientre pardo con moteado difuso amarillento, PETERS *id.),* amarillas en fresco (pústulas rojo vivo en fresco, en un ejemplar ecuatoriano, PETERS *id.);* atlas fusionado a la primera vértebra troncal; segunda vértebra troncal con las diapófisis no dilatadas, similares a las de las troncales subsiguientes (figura 8-b; longitud rostro-cloacal hasta 21.0 mm. (♂) y 34.5 mm. (♀) .... *Osornophryne bufoniformis* (PERACCA, 1904).

AA. Piel dorsal cubierta de pequeñas verrugas que alternan irregularmente con grandes verrugas, a cada lado con una cresta dorsolateral

definida de grandes verrugas en la porción anterior del cuerpo; ventralmente cubierta de numerosas verrugas circulares pequeñas; cuerpo muy rechoncho (figs. 1 y 2); rostro (aspecto lateral) abruptamente truncado, describiendo un trazo vertical o levemente descendente hacia adelante pero no sobrepasando el plano del labio superior (fig. 4-a); *canthi rostrales* muy prominentes, abultados, en vista dorsal describiendo una figura ojival angulosa, separados por una depresión profunda carente de verrugas conspicuas (fig. 3-a); región loreal con una concavidad o foseta alargada infraocular a partir de la cual se expande bastante en sentido lateral la maxila; longitud de la cabeza equivalente al 25.6-32.1% de la longitud rostrocloacal; anchura de la cabeza equivalente al 100.0-130.5% de su longitud; origen del *M. tensor fasciae latae* con una expansión aponeurótica sobre el *M. obliquus abdominis;* partes superiores (en fresco) desde pardo intenso hasta negro *(Antique Brown* x *Raw Sienna* hasta *Blackish Brown),* colorido similar en especímenes preservados; partes inferiores desde gris pardusco intenso o sepia, hasta negruzco, con algunas manchas grandes bien definidas amarillo intenso o anaranjado; atlas no fusionado a la primera vértebra troncal; segunda vértebra troncal con la diapófisis conspicuamente dilatada (fig. 7); longitud rostro-cloacal hasta 27.5 mm (♂) y 38.0 mm (♀) .... *Osornophryne percrassa,* sp. nov.

Osornophryne bufoniformis (Peracca) comb. nov.

Atelopus bufoniformis PERACCA, 1904: 20 (descripción original); NIEDEN, 1926: 82; GORHAM, 1963: 24; RIVERO, 1963: 107, 121 (comparación con *Atelopus ebenoides* Rivero); COCHRAN & GOIN, 1970; 118 (clave), 120-122 (descripción), 123 (comparación con *A. ebenoides),* pl. 18, figs. A-C (Páramo de las Papas, Cauca, Colombia, 1 ILS); MCDIARMID, 1971: 39 (especie referida al género *Atelopus* pero no examinada por el autor); PETERS, 1973: 9 (clave), 18-20 (caracteres), 45, 47-49 (afinidades), figs. 2, 4, 6, 8, 12 (proporciones), 17 (aspectos dorsal y ventral del cuerpo y perfil lateral de la cabeza), 31 (distribución) (caracteres; registros para Ecuador).

LOCALIDAD TÍPICA. El Pun, Ecuador; 2.850 m. COCHRAN & GOIN (1970: 120, 121) mencionan esta localidad como "Puno, Ecuador", pero ciertamente se trata de la Quebrada del Pun, tributaria del río Chungal (drenaje Amazónico) y límite arcifinio entre el Departamento de Nariño, Colombia, y la Provincia del Carchi, Ecuador. PETERS (1973: 18, 20) registra esta localidad como el Pun, ubicándola en la Provincia del Napo.

SINTIPOS. Museo et Instituto di Zoologia Systematica Universitá di Torino, no. An 561 (dos ejemplares), actualmente muy deshidratados (PETERS, 1973: 20), coleccionados por el doctor Enrico Festa.

CARACTERES. Véase la clave; para descripciones de la especie, véase a COCHRAN & GOIN (1970: 120-121) y PETERS (1973: 19).

DISTRIBUCIÓN. Andes del sur de Colombia y del norte de Ecuador. En Colombia conocida de la Cordillera Central en el Departamento del Cauca (Páramo de las Papas y Parque Nacional Natural del Puracé) a elevaciones hasta de unos 3.700 m. Muy probable en la vertiente occidental de la Cordillera Central en el Departamento del Huila, y en ambas vertientes de la misma cordillera en el Departamento de Nariño. Además, futuras colecciones comprobarán su presencia en la Cordillera Occidental dentro del Departamento de Nariño, ya que ha sido coleccionada en el Páramo del Angel, Ecuador, localidad ésta que muestra una continuidad ecológica y geográfica esencial con los Andes de la región de Túquerres. Dicha continuidad es atestiguada por el hecho de que la especie de "frailejón" más característicamente de los páramos en la Cordillera Central y de los Andes de Nariño *(Espeletia hartwegiana* Sch. Bip. ex Cuatrecasas) alcanza su límite meridional en el Páramo del Angel.

Conocida en Ecuador (PETERS, 1973: 20) a elevaciones entre 2.700 y 3.700 m, de la localidad típica, los alrededores de Santa Bárbara (Provincia del Napo), el Páramo del Angel (Provincia del Carchi), La Delicia (Cordillera de Intag, Provincia de Imbabura) y de la vertiente norte del Nudo de Mojanda (Provincia de Imbabura).

VARIABILIDAD. El sintipo de mayor talla difiere de los ejemplares colombianos y de ecuatorianos examinados por Peters por tener las crestas glandulares, que se inician inmediatamente detrás de los ojos, continuas con las crestas glandulares dorsoventrales *(cf.* PETERS, 1973: 20).

Dentro de la serie examinada, se aprecia que las hembras alcanzan mayor tamaño que los machos y su colorido tiende a ser ligeramente más claro.

MATERIAL EXAMINADO. COLOMBIA: Páramo de las Papas, Departamento del Cauca, 1 ejemplar (ILS Nº 143); alrededores de la Laguna de San Rafael, Parque Nacional de Puracé, Departamento del Cauca, Col. Pedro M. Ruiz-C. & Gustavo Lozano, 14 ejemplares (ICN nº 362-375); Termales de San Juan, Parque Nacional del Puracé, *ca.* 3.300 m, Departamento del Cauca, Col. J. Hernández-Camacho y Julia Sánchez de Hernández, 1 ejemplar (INDERENA).

Osornophryne percrassa, sp. nov.

HOLÓTIPO. Hembra adulta ICN nº 319, coleccionada por Pedro M. Ruiz-Carranza, José Vicente Rodríguez *et al.*, número original PMR 529, agosto 10, 1970.

PARÁTIPOS. 17 ejemplares (2 machos adultos, 10 hembras adultas, 4 adultos sin sexo identificado, 1 juvenil), ICN nº 320-336, coleccionados en la misma localidad y fecha que el holótipo por los mismos colectores.

LOCALIDAD TÍPICA. Páramo de Herveo, flanco oriental de la Cordillera Central, Municipio de Herveo, Departamento del Tolima, Colombia.

DESCRIPCIÓN DEL HOLÓTIPO. (Figuras 1-4). Extremo anterior del rostro con perfil perpendicularmente truncado, con la maxila no sobrepasando hacia adelante el labio superior. Rostro redondeado en aspecto dorsal; *canthi rostrales* en el espacio narina-órbita (aspecto dorsal) fuertemente desarrollados como dos crestas linear oblongas ligeramente convergentes hacia adelante; convexas en perfil lateral ensanchadas en una tuberosidad redondeada que circunda cada narina; narinas laterales; delante de las narinas descienden convergiendo para formar un ángulo amplio, y desde este ángulo desciende una cresta roma hacia la tenue escotadura medial del labio superior. Región loreal cóncava, ascendiendo casi verticalmente. Labio superior prominente. Espacio entre los *canthi rostrales* transversalmente cóncavo. Párpado superior cubierto de gránulos apretados. Del borde posteromedial de cada párpado se origina una cresta cutánea que se dirige posterolateralmente hasta la región interescapular, sin encontrar la del lado opuesto; de dicho punto hacia atrás las crestas divergen entre sí hasta desaparecer sobre el dorso. Tímpano ausente. Una cresta supratimpánica constituida por una sucesión de tubérculos oblongos, elipsoideos o circulares se prolonga hasta la región escapular. Un pliegue transversal bien definido separa la región gular de la región pectoral. Miembro anterior moderadamente delgado. Pliegue ulnar no definido. Patagio axilar ausente. Tubérculos palmar y tenar vagamente definidos o confluentes en una superficie lisa; el resto de la palma enteramente cubierto de tubérculos; cada dedo terminando en un tubérculo apenas prominente redondeado. Región postaxilar más ancha que la anchura cefálica. Miembro posterior delgado, el talón alcanzando el nivel de ¾ de la distancia entre la axila y la ingle. Pliegues tarsales no definidos. Planta enteramente cubierta de tubérculos o verrugas, de mayor tamaño en el dorso y los flancos; región temporal con numerosos tubérculos; regiones loreal e infraorbital con gránulos; labios lisos. Ventralmente toda la piel aparece cubierta de pústulas o gránulos, de mayor tamaño en el vientre y la superficie ventral del muslo.

Coloración (en líquido): partes superiores negras; partes inferiores negras con manchas amarillento sucio pálido (véase fig. 14). En fresco: partes superiores *Blackish Brown,* partes inferiores *Natal Brown* con manchas *Deep Chrome.*

DIMENSIONES DEL HOLÓTIPO. Longitud rostrocloacal 35.0 mm (100%), anchura cefálica 31.42%, longitud cefálica 27.14%, diámetro ocular 8.57%, distancia ojo-narina 7.14%, distancia narina-extremo rostral 5.71%, longitud de la mano 22.57%, longitud femoral 34.28%, longitud tibio-fibular 25.71%, longitud del pie (desde el talón) 50.00%.

DISTRIBUCIÓN. Conocida hasta ahora de la localidad típica; presumiblemente se extiende por los páramos de la Cordillera Central en los Departamentos de Caldas, Quindío, Risaralda y Tolima.

VARIABILIDAD CROMÁTICA DE LA SERIE TÍPICA. El colorido de las partes superiores (incluido el labio superior) es uniforme y varía en fresco, independiente del sexo y talla de los ejemplares, desde *Antique Brown* x *Raw Sienna* hasta *Blackish Brown.*

El colorido de las partes inferiores es *Natal Brown* con manchas claras, nítidamente definidas, formando un diseño básico constante que básicamente se caracteriza así:

a) Una gran mancha transversal situada en el bajo vientre, de forma y extensión variable;

b) Otra gran mancha en el muslo, que se extiende desde la ingle atenuándose en sentido distal y en algunos casos alcanzando el extremo proximal de la pierna. Esta mancha no alcanza el nivel de la sínfisis púbica ni se extiende hacia el borde anteroventral del muslo;

c) Una mancha transversalmente ensanchada situada a cada lado de la región pectoral;

d) Un área que ocupa la mayor parte de la superficie ventral del brazo y del antebrazo, variable en extensión (llegando a quedar representada apenas por sendas manchas contiguas en la porción distal del brazo y la proximal del antebrazo);

e) Presencia de manchas pequeñas, irregulares en la pierna.

Existen además manchas adicionales cuya presencia y desarrollo están sujetos a considerable variación individual. No obstante el diseño cromático de *Osornophryne percrassa* difiere notablemente del existente en *O. bufoniformis* por cuanto en esta última las partes inferiores son amarillas (con un retículo pardusco más o menos evidente que delimita las granulaciones). La variabilidad en cuanto a las manchas adicionales en *O. percrassa* puede resumirse así:

a) Región gular e interramial: carente de manchas en 4 especímenes (22.2% del total), en los restantes especímenes hacia el borde de la

mandíbula a cada lado existen 1-2 manchas que en un ejemplar confluyen formando dos listas paralelas a las ramas mandibulares, apenas separadas a nivel del vértice de la mandíbula;

b) Se observa la máxima variación en cuanto al número y tamaño de las manchas a nivel de la región pectoral;

c) Manchas accesorias pequeñas e irregulares aparecen en el vientre de seis de los ejemplares;

d) En la mayoría (88.8%) de la serie existen 1-2 manchas en el tarso.

En fresco el colorido de las manchas claras era *Deep Chrome;* en un ejemplar la tonalidad era *Capucine Yellow,* en otro variaba entre *Light Orange Yellow* y *Capucine Yellow,* mientras que en otros dos oscilaba entre *Apricot Yellow, Light Orange Yellow* y *Light Cadmium.* Tanto la tonalidad como el desarrollo de estas manchas no guardan relación ni con el sexo ni con el colorido dorsal de los especímenes.

VARIABILIDAD MORFOMÉTRICA EN OSORNOPHRYNE. Aun cuando los datos disponibles son aún bastante limitados, permiten evaluar algunos aspectos de la variabilidad morfométrica dentro del género. Para ello se seleccionaron cinco dimensiones lineales (AC, LC, LF, LRC y LTF) que se expresaron como dimensiones porcentuales (véase tabla II), salvo en el cálculo de correlaciones y regresiones para lo cual se usaron sus valores expresados en milímetros.

1. *Dimorfismo sexual secundario.* Al igual que en otros géneros de la familia *Bufonidae,* las hembras adultas de *Osornophryne* superan la talla de los machos adultos. En *O. percrassa* la diferencia porcentual en LRC entre la hembra y el macho de mayor tamaño es del 27.6%.

PETERS (1973: 4 *et seqq.)* señaló dimorfismo sexual secundario en las especies fenotípicamente afines a *Atelopus ignescens,* en cuanto a algunas dimensiones porcentuales, así las longitudes femoral y tibio-fibular son mayores en los machos, tanto como la longitud cefálica en algunas especies.

El material de *O. bufoniformis* es numéricamente insuficiente para verificar la posible existencia de diferencias semejantes. No obstante en *O. percrassa* los machos tienen miembros posteriores proporcionalmente mayores que en las hembras, como se desprende de las siguientes obervaciones:

a) La relación LTF x 100/LRC es apreciablemente mayor en los machos, y mayor cantidad de datos probablemente ratifique una diferencia análoga en cuanto a LF x 100/LRC;

b) También la relación LF x 100/LF tiende a ser mayor en dicha especie (2 machos: V = 82.3-100.0%, M = 91.5%; 9 hembras: V = 75.0-90.4%, M = 82.38 ± 1.45). Por tanto en los machos, a diferencia de las hembras, los talones pueden alcanzar a tocarse cuando las piernas se flexan paralelas a los muslos y formando un ángulo recto con el eje longitudinal del cuerpo.

Como no se percibió dimorfismo sexual aparente en las relaciones porcentuales entre AC, LC y LRC, en las restantes comparaciones que afectan estas dimensiones no se hizo discriminación conforme al sexo de los especímenes.

2. *Variabilidad individual.* El promedio de los coeficientes de variación de las relaciones porcentuales entre AC, LC y LRC es mayor (6.58) en *O. percrassa* que en *O. bufoniformis* (5.38) insinuando un margen de variabilidad algo mayor en la primera de estas especies. Además en ambas especies AC x 100/LRC es más variable que LC x 100/LRC pero la prueba de F no es significativa ($P>0.05$).

En las hembras los coeficientes de variación para las relaciones porcentuales entre LF, LRC y LTF arrojan un promedio mayor en *O. bufoniformis* (9.62) que en *O. percrassa* (6.26). En las hembras de ambas especies los coeficientes de variación aumentan según la secuencia LTF x 100/LRC, LF x 100/LF. Comparando intraespecíficamente mediante la prueba de F las varianzas de estas relaciones, resulta que ninguna de las diferencias es significativa en *O. bufoniformis*, probablemente a causa de de lo limitado de la muestra. En *O. percrassa* tales diferencias son estadísticamente significativas ($P>0.05$) excepto cuando se comparan LF x 100/LRC y LTF x 100/LRC, lo cual denota que efectivamente LTF x 100/LRC es la proporción menos variable dentro de las analizadas para el miembro posterior.

3. Diferencias interespecíficas.

a) *Dimensiones porcentuales cefálicas.* El promedio de la longitud cefálica es significativamente menor ($P>0.0005$) en *O. percrassa* según la relación LC x 100/LRC, pero en ambas especies los valores de AC x 100/LRC son semejantes y sus promedios no difieren significativamente entre sí. Esta condición de cabeza más corta en *O. percrassa* que en *O. bufoniformis* se refleja en la significativa ($P>0.0005$) diferencia entre los promedios de AC x 100/LC. Las varianzas de las relaciones porcentuales cefálicas no difieren significativamente entre las dos especies, implicando una variabilidad semejante.

Los valores de las tres dimensiones utilizadas (AC, LC y LRC) muestran entre sí elevados coeficientes de correlación ($P<0.005$) que confirman la validez de las diferencias entre las relaciones porcentuales. (Véase tabla III).

b) *Dimensiones porcentuales del miembro posterior.* Comparando las relaciones porcentuales entre LF, LRC y LTF para hembras de las dos especies, resultan significativamente ($P<0.005$) menores en *O. percrassa* los promedios de LTF x 100/LRC y LTF x 100/LF. Las correspondientes varianzas son mayores en *O. bufoniformis* pero solamente existe una diferencia interespecífica significativa ($P<0.05$) en el caso de LTF x 100/LRC.

CORRELACIONES ENTRE DIMENSIONES LINEALES. Todas las correlaciones netas (tabla III) calculadas son positivas, elevadas y significativas, sin que existan indicios de alometría entre estos coeficientes, aun cuando los correspondientes a *O. bufoniformis* tienden a ser más elevados, denotando una mayor "integración morfológica" que en *O. percrassa*, solamente es significativamente diferente ($P < 0.005$) el que representa el grado de asociación entre la longitud y anchura de la cabeza.

Los coeficientes de correlación parcial de primer orden (tabla III) muestran diferencias estadísticamente significativas en cuanto a las correlaciones entre longitud y anchura de la cabeza independientes de la longitud rostrocloacal ($P < 0.025$), y entre la longitud de la cabeza y la longitud rostrocloacal, independientes de la anchura de la cabeza ($P < 0.05$), implicando que efectivamente existen controles morfogenéticos distintivos. Conforme a lo anterior, en *O. bufoniformis* la relación entre la anchura y la longitud de la cabeza resulta independiente en gran parte del efecto de la talla general, mientras que en *O. percrassa*, donde esta correlación es significativamente menor, se manifiesta principalmente como resultado del mecanismo morfogenético que determina el tamaño del cuerpo. Por otra parte, en *O. percrassa* la correlación entre la longitud de la cabeza y la talla general, es comparativamente poco afectada por los factores que controlan la anchura cefálica, mientras que en *O. bufoniformis* ocurre lo contrario.

COMENTARIOS ECOLÓGICOS. *Osornophryne bufoniformis* ha sido coleccionado en páramos *(graminoidetum* con *Espeletia hartwegiana)* y en el borde de un bosque nublado con predominio local de "motilón" *(Hieronyma colombiana)*. Todos los ejemplares de *O. percrassa* fueron coleccionados en un área de bosque esclerófilo nublado degradado. (Figs. 15 y 16).

AGRADECIMIENTOS

Consignamos nuestros reconocimientos a las personas que prestaron su colaboración para hacer posible la presentación del presente trabajo: Hermano Nicéforo María, del Museo de Historia Natural del Instituto de La Salle de Bogotá por permitirnos el estudio de materiales bajo su custodia; el maestro Manuel Estrada, del Departamento de Biología entintó los dibujos del cráneo y la musculatura del miembro posterior; Eugenia de Brieva ejecutó las figuras del holótipo y aspecto lateral de la cabeza de las dos especies; Silvio Fernández reprodujo la figura número 9; el señor César Landazábal, del Inderena, dibujó las columnas vertebrales de las dos especies; el profesor Santiago Díaz elaboró los esquemas de las cin-

turas escapulares, y en conjunto con el profesor Gustavo Lozano y los estudiantes de la carrera de Biología Vicente Rodríguez y Jorge Morales quienes participaron eficazmente en la colección de las series estudiadas.

TABLA Nº I

Comparación entre las longitudes femoral y tibiofibular de los géneros de "*Atelopodidae*", expresadas en porcentajes de la longitud rostro-cloacal.

Género	LF/LRC %	LTF/LRC %
Atelopus[1]	33.0–51.9	33.7–54.3
Dendrophryniscus[2]	33.3–45.0	39.5–50.0
Melanophryniscus[3]	30.6–39	31.7–41.2
Oreophrynella[4]	37.2–41.5	37.2–37.5
Osornophryne[5]	28.3–36.9	22.9–34.2
Crepidophryne[6]	—	35.3–37.7
Rhamphophryne[7]	—	27.3–36.7

[1] Basado en dimensiones originales y en otras publicadas por Cochran & Goin (1969) y Peters (1973: figs. 1-4).

[2] Datos de Cochran (1955: 11) para 18 ejemplares de *D. brevipollicatus*.

[3] Datos de Cochran (1955: 3) para 7 ejemplares de *M. moreirae*, y en dimensiones de los holótipos de *M. sanmartini* y *M. devincenzii* según Klappenbach (1968).

[4] Basado en datos de Rivero (1961: 175) para dos ejemplares de *O. quelchii quelchii*.

[5] Incluyendo *O. bufoniformis* y *O. percrassa*.

[6] Datos de Savage & Kluge (1961: 43).

[7] Datos basados en Trueb (1971).

TABLA II

Dimensiones porcentuales de *Osornophryne bufoniformis* y de *O. percrassa*.

O. bufoniformis	*O. percrassa*
LC x 100/LRC	
N = 11	N = 17
V = 28.4 — 34.6	V = 20.9 — 32.1
M = 32.1 ± 0.59	M = 26.67 ± 0.55
S = 1.96	S = 2.28
CV = 6.32	CV = 8.54
AC x 100/LC	
N = 11	N = 16
V = 92.5 — 103.1	V = 105.1 — 120.0
M = 100.00 ± 0.93	M = 111.74 ± 0.85
S = 3.10	S = 3.42
CV = 3.10	CV = 3.06
AC x 100/LRC	
N = 11	N = 17
V = 28.4 — 35.6	V = 27.5 — 33.5
M = 31.01 ± 0.63	M = 30.85 ± 0.61
S = 2.09	S = 2.52
CV = 6.73	CV = 8.16
LF x 100/LRC	
N = 7 ♀♀	N = 9 ♀♀
V = 29.2 — 35.4	V = 28.3 — 36.2
M = 31.98 ± 1.03	M = 31.72 ± 0.87
S = 4.36	S = 2.63
CV = 13.63	CV = 8.28
(1 ♂, V = 28.5)	(2 ♂♂, V = 29.1 — 36.9)

O. bufoniformis	*O. percrassa*
LTF x 100/LRC	
N = 6 ♀♀	N = 10 ♀♀
V = 26.4 — 33.9	V = 22.9 — 27.5
M = 29.98 ± 1.13	M = 25.86 ± 0.44
S = 2.78	S = 1.41
CV = 5.45	CV = 9.29
(1 ♂, V = 30.9)	(2 ♂♂, V = 29.1 — 31.3)
LTF x 100/LF	
N = 5 ♀♀	N = 9 ♀♀
V = 86.3 — 96.1	V = 75.0 — 90.4
M = 94.02 ± 2.46	M = 82.38 ± 1.45
S = 5.59	S = 4.36
CV = 5.94	CV = 5.29
(1 ♂, V = 108.3)	(2 ♂♂, V = 82.3 — 100)

TABLA III

Correlaciones entre AC, LC y LRC en *Osornophryne bufoniformis* y *O. percrassa* (Convenciones: AC = 1, LC = 2, LRC = 3, LTF = 4).

	O. bufoniformis		*O. percrassa*	
r_{12}	0.988	(P<0.001)	0.748	(P<0.001)
r_{13}	0.866	(P<0.05)	0.747	(P<0.001)
r_{23}	0.792	(P<0.05)	0.865	(P<0.001)
r_{34}	0.952	(P<0.01)	0.859	(P<0.01)
$r_{12.3}$	0.877	(P<0.01)	0.307 *	
$r_{13.2}$	0.096 *		0.302 *	
$r_{23.1}$	0.070 *		0.699	(P<0.01)

* Estadísticamente no significativo.



FIGURA 1. ***Osornophryne percrassa*** **sp. nov. Aspecto dorsal, y superficies palmar y plantar del holótipo.**

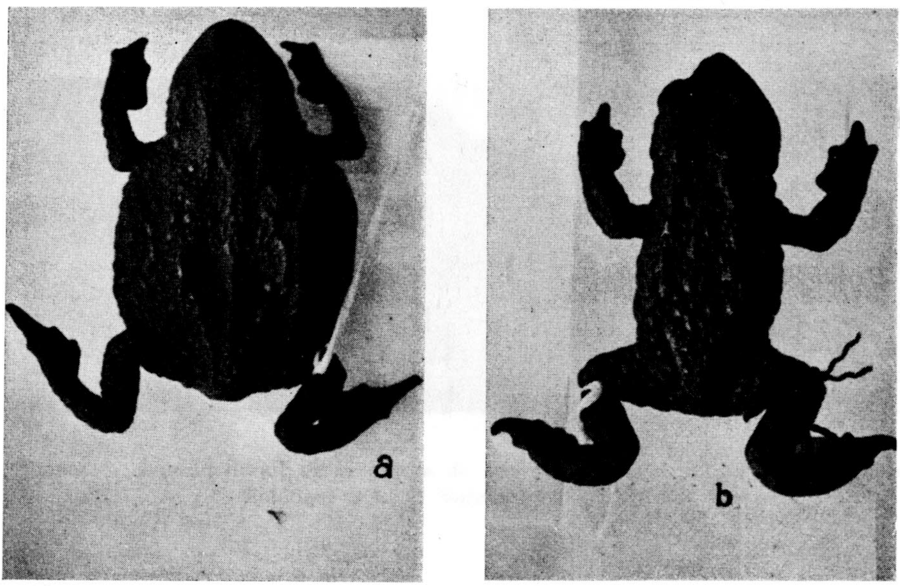


FIGURA 2. Aspecto dorsal de *Osornophryne:* a) *O. percrassa* sp. nov. (holótipo) y b) *O. bufoniformis* (ICN 372).

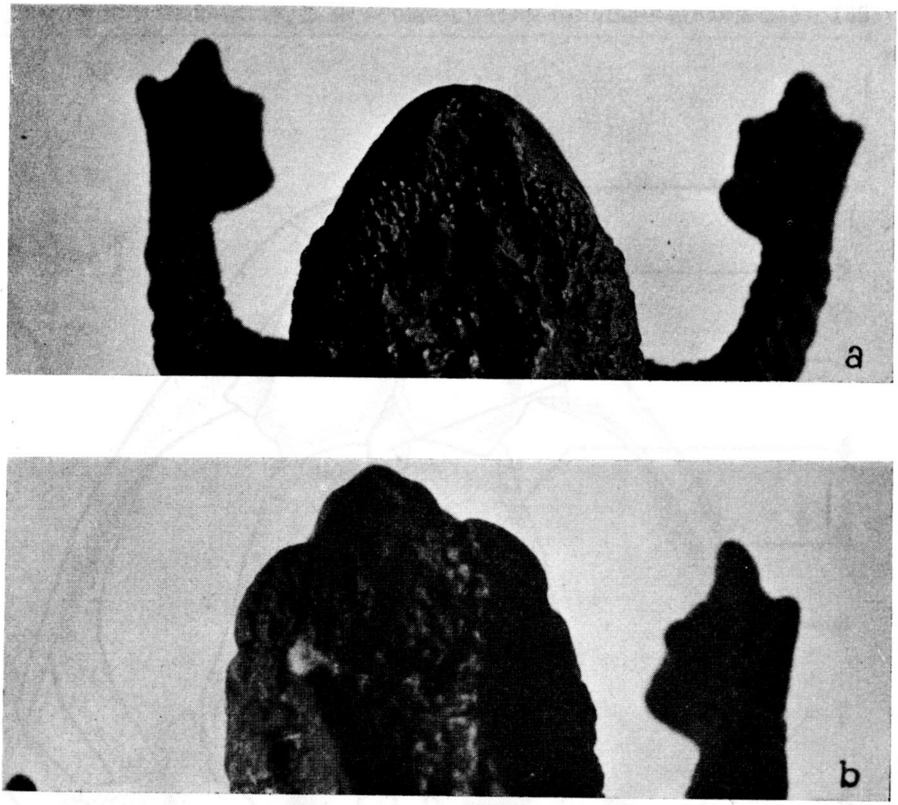


FIGURA 3. Aspecto dorsal de la cabeza de *Osornophryne:* a) *O. percrassa,* sp. nov. (holótipo) y b) *O. bufoniformis* (ICN 373).



FIGURA 4. Aspecto lateral de la cabeza de *Osornophryne:* a) *O. percrassa* (holótipo) y b) *O. bufoniformis* (ICN 373).

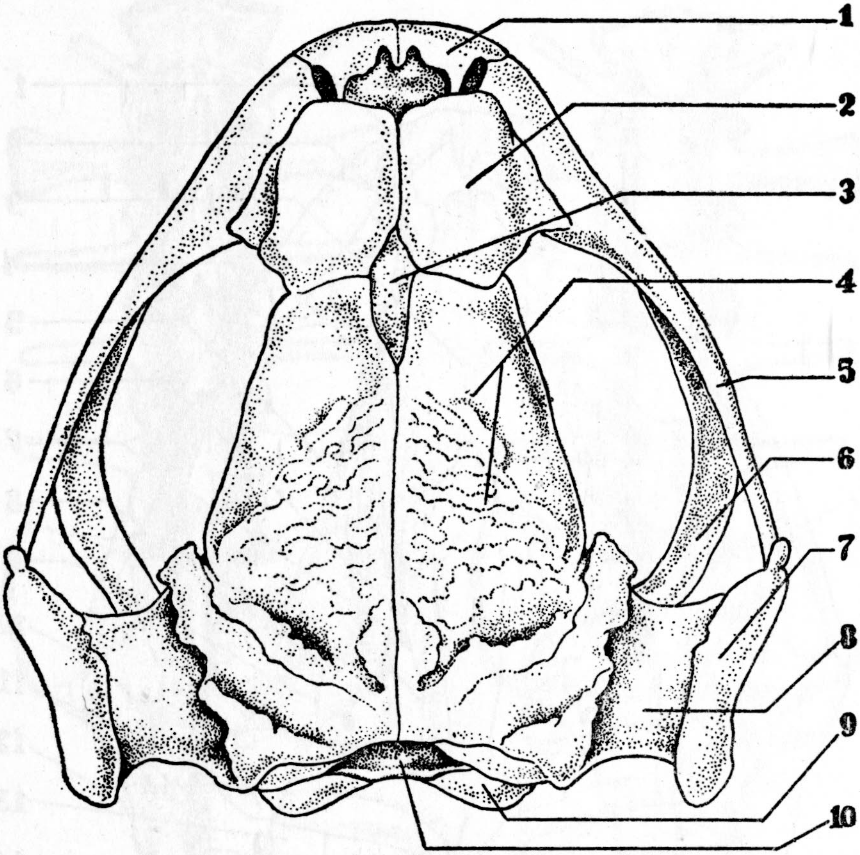


FIGURA 5. **Aspecto dorsal del cráneo de *Osornophryne percrassa* (ICN 332♀) 1) *os premaxillare,* 2) *os nasale,* 3) *fontanela frontalis,* 4) *os frontoparietale,* 5) *os maxillare,* 6) *os pterygoideum,* 7) *os squamosale,* 8) *os prooticum* (fusionado al *os frontoparietale,* 9) *condylus occipitalis* y 10) *foramen magnum.***

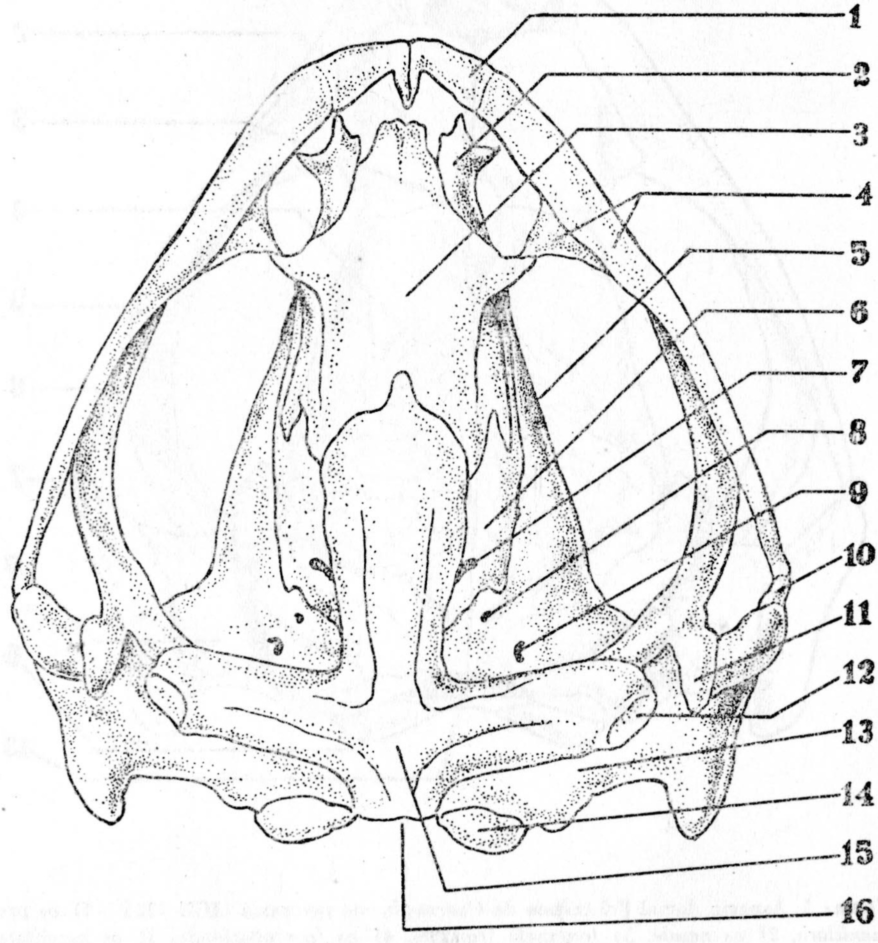


FIGURA 6. Aspecto palatal del cráneo de *Osornophryne percrassa* (ICN 332 ♀) 1) *os premaxillare,* 2) *vomer,* 3) *os sphenethmoidale,* 4) *os maxillare,* 5) *os frontoparietale,* 6) *os orbitosphenoidale,* 7) *foramen opticum,* 8) *foramen n. oculomotori,* 9) *foramen n. trigemini,* 10) *os quadratojugale,* 11) *os pterygoideum,* 12) *operculum,* 13) *os prooticum,* 14) *condylus occipitalis,* 15) *os parasphenoidale,* 16) *foramen magnum.*

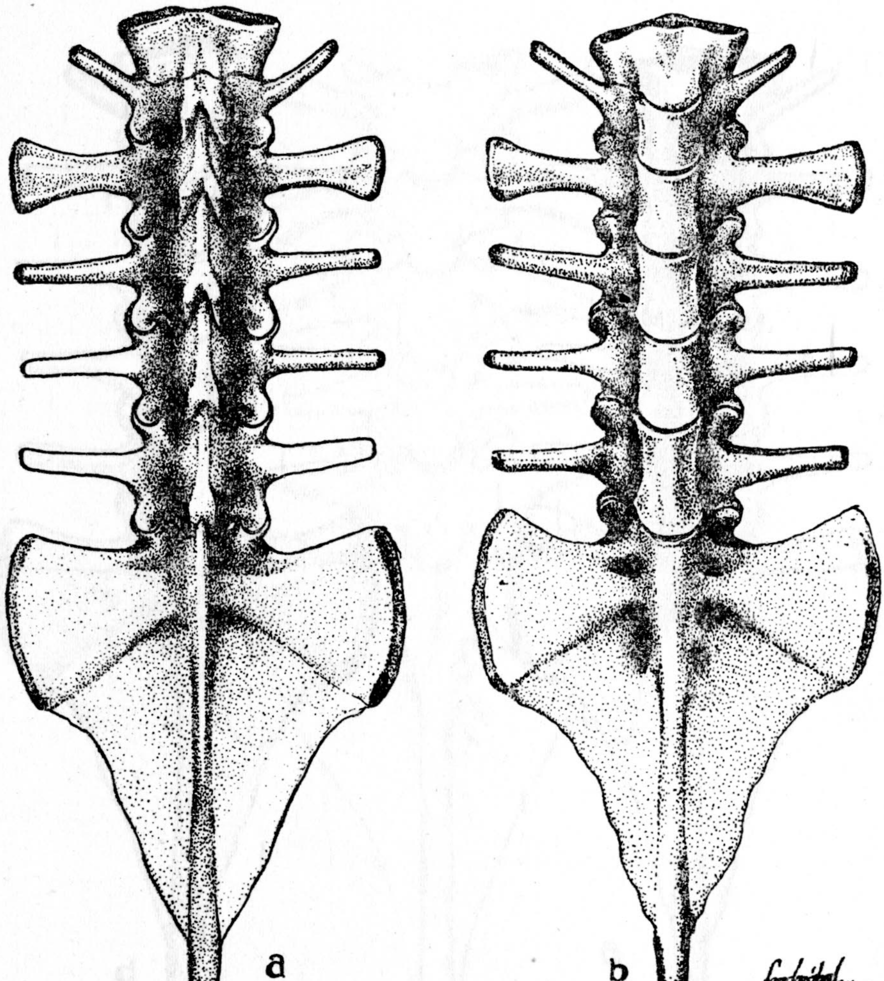


FIGURA 7. Aspecto dorsal (a) y ventral (b) de la columna vertebral en *Osornophryne percrassa.*

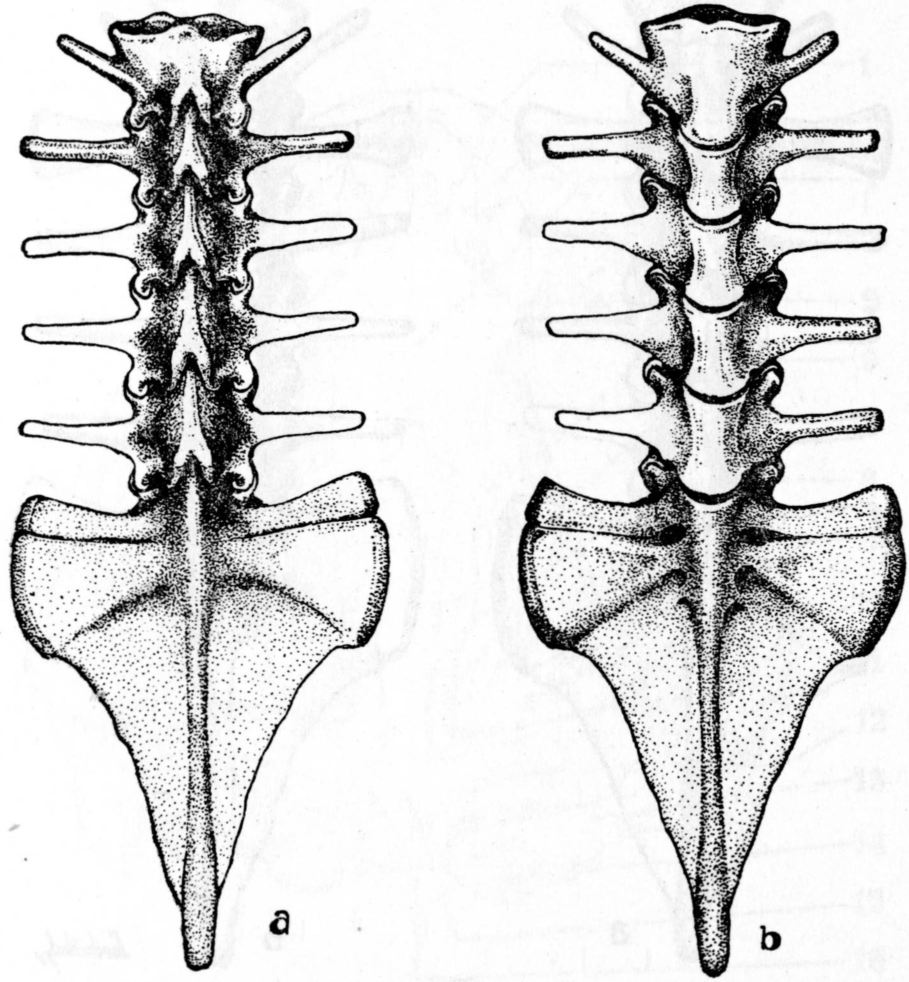


FIGURA 8. Aspecto dorsal (a) y ventral (b) de la columna vertebral en *Osornophryne bufoniformis*.

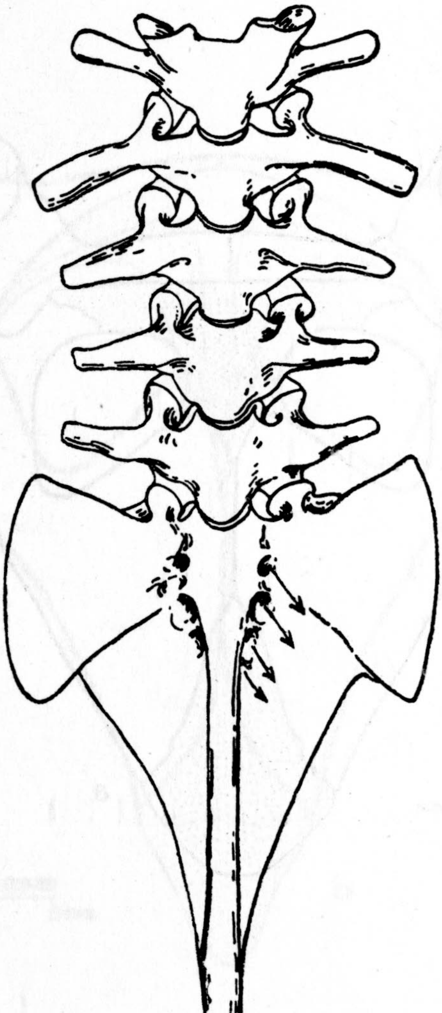


FIGURA 9. Columna vertebral de *Oreophrynella quelchii* Boulenger, se muestra la fusión de las vértebras I + II y de VII + VIII + IX + coxis. Aspecto ventral. (Tomado de Noble, 1926; fig. 4).

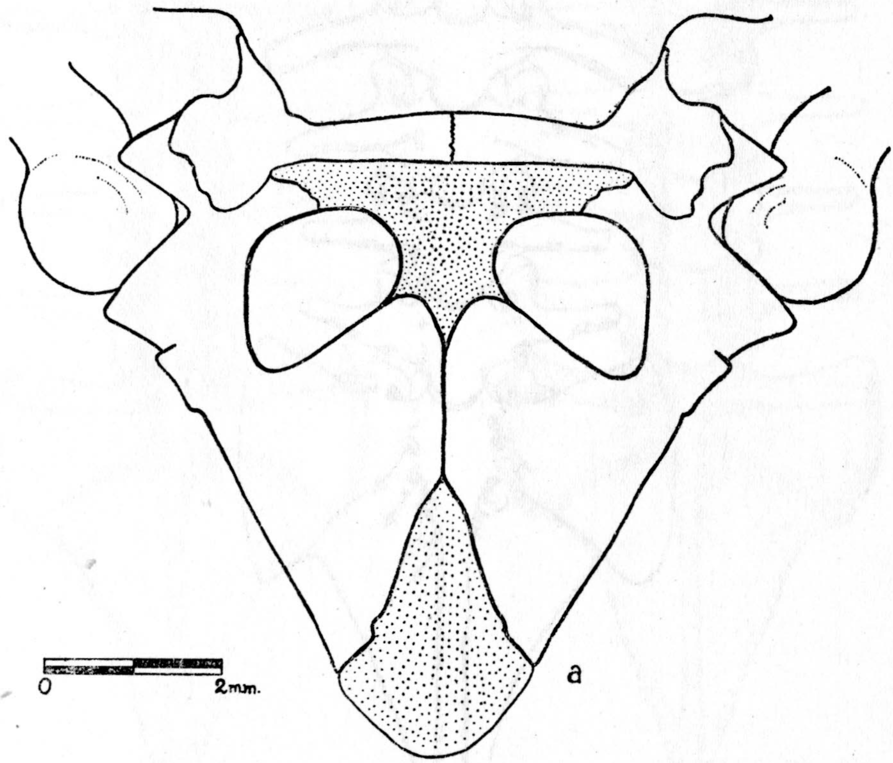


FIGURA 10 a. Cintura escapular de *Osornophryne percrassa* (ICN 1131 ♀).

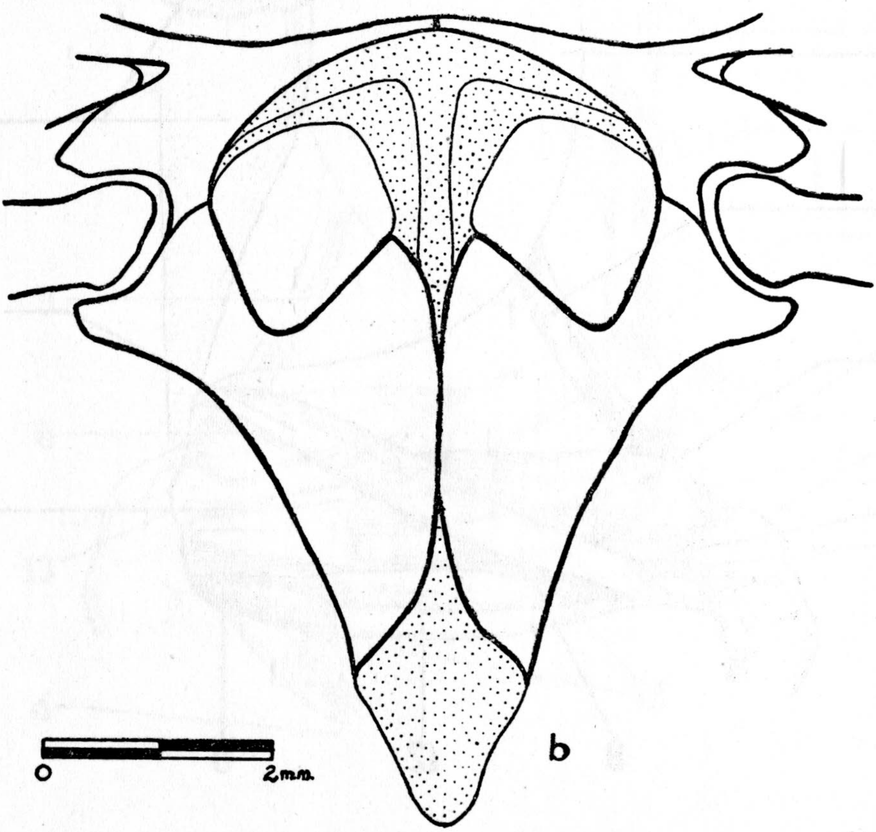


FIGURA 10 b. Cintura escapular de *Osornophryne bufoniformis* (ICN 374 ♀).

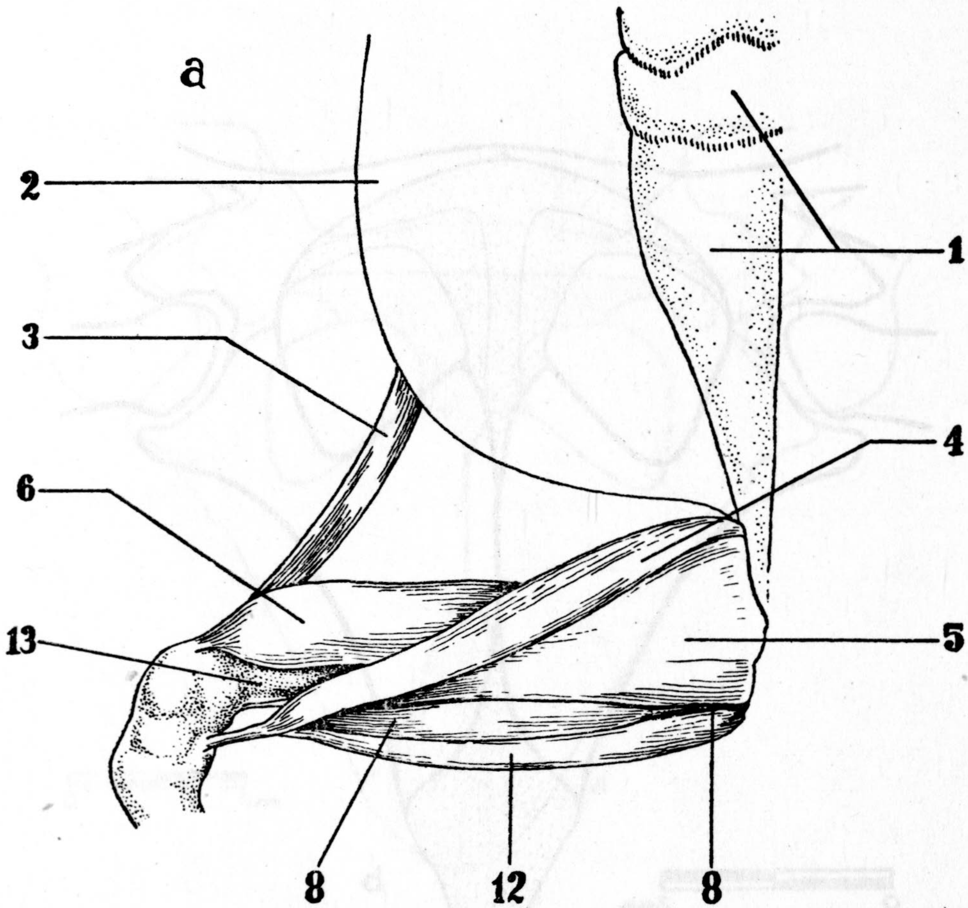


FIGURA 11 a. Aspecto ventral de la musculatura del muslo en *Osornophryne percrassa* (ICN 336♀) en plano superficial. Convenciones: 1) *M. rectus abdominalis,* 2) *M. obliquus externus,* 3) *M. tensor fasciae latae,* 4) *M. sartorius,* 5) *M. adductor magnus,* 6) *M. cruralis,* 7) *M. pectineus,* 8) *M. semitendinosus,* 12) *M. gracilis,* 13) *Os femoris* y 14) *caput femoris.*

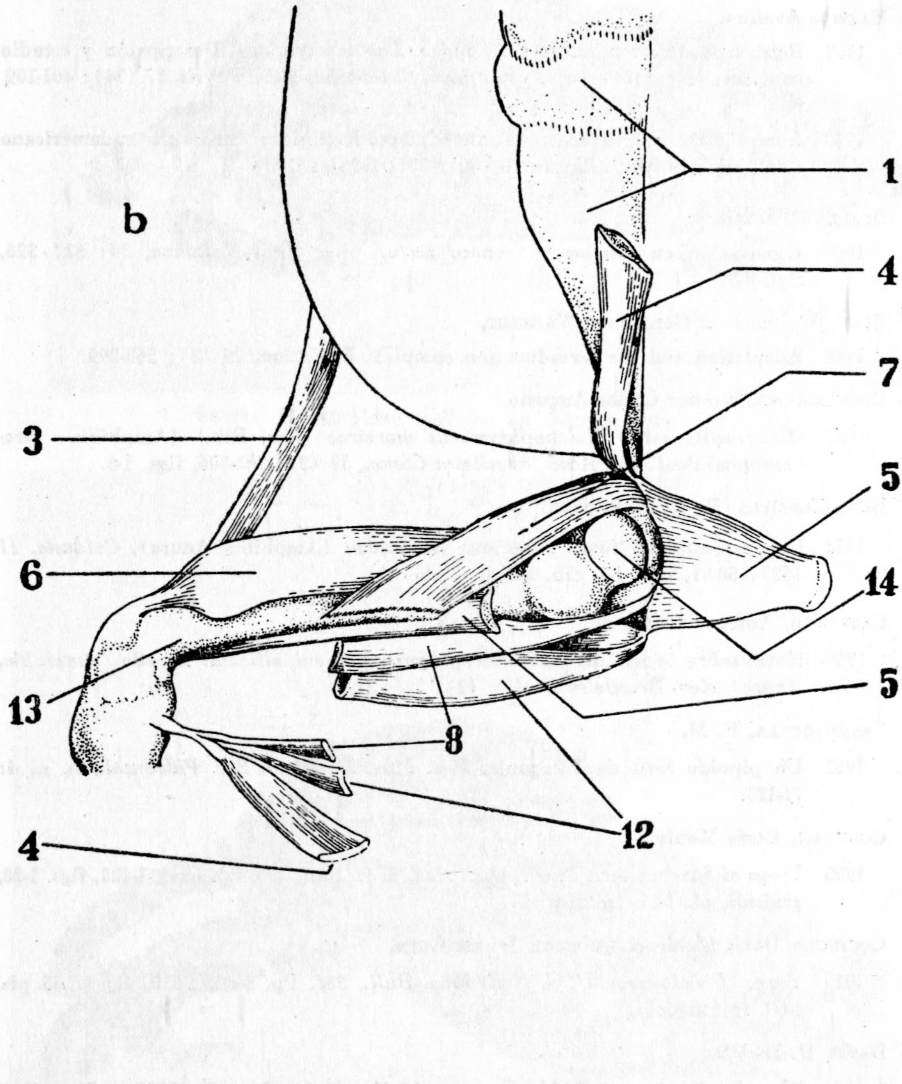


FIGURA 11 b. Aspecto ventral de la musculatura del muslo en *Osornophryne percrassa* (ICN 336 ♀): plano profundo en el cual los *Mm. adductor magnus gracilis, sartorius* y *semitendinosus* aparecen seccionados y reflejados. Convenciones: 1) *M. rectus abdominalis,* 2) *M. obliquus externus,* 3) *M. tensor fasciae latae,* 4) *M. sartorius,* 5) *M. adductor magnus,* 6) *M. cruralis,* 7) *M. pectineus,* 8) *M. semitendinosus,* 12) *M. gracilis,* 13) *os femoris* y 14) *caput femoris.*

BIBLIOGRAFIA CITADA

BARRIO, Avelino.

1967 *Batrachyla antartandica* n. sp. *(Anura, Leptodactylidae)*. Descripción y estudio comparativo con la especie genotípica, *B. leptopus* Bell. *Physis, 27* (74) : 101-109, figs. 1-5.

1970 *Insuetophrynus acarpicus*, un nuevo leptodactílido firmisternio sudamericano *(Amphibia, Anura)*. *Physis, 30* (80) : 331-341, figs. 1-6.

BLAIR, W. Frank.

1969 Especiación en los sapos (género *Bufo*). *Acta Zool. Lilloana, 24:* 317 - 326, figs. 1-2.

BOCK, Walter J. & Gerd VON WAHLERT.

1965 Adaptation and the form-function complex. *Evolution, 19* (3) : 269-299.

BOCKERMANN, Werner Carlos Augusto.

1967 Observações sobre *Melanophryniscus moreirae* (Mir. Rib.) (Amphibia - Brachycephalidae). *An. Acad. Brasileira Cienc., 39* (2) : 301-306, figs. 1-6.

BRUM-ZORRILLA, N. & F. A. SAEZ.

1973 Chromosomes of South American Bufonidae (Amphibia Anura). *Caldasia, 11* (52) : 50-61, figs. 1-5, tab. I-II.

CARVALHO, Antenor Leitão de

1949 Notas sobre os hábitos de *Dendrophryniscus brevipollicatus* Espada *(Amphibia, Anura)*. *Rev. Brasileira Biol. 9* (2) : 223-227.

CASAMIQUELA, R. M.

1961 Un pipoide fósil de Patagonia. *Rev. Mus. La Plata, Sec. Paleontol.*, n. s., *4:* 71-123.

COÇHRAN, Doris Mable.

1955 Frogs of Southeastern Brazil. *U. S. Natl. Mus. Bull, 206*. Pp. i-xvi, 1-423, figs. 1-28, gráficas, pl. 1-23, frontispicio.

COCHRAN, Doris Mable & Coleman Jewett GOIN.

1970 Frogs of Colombia. *U. S. Natl. Mus. Bull., 288*. Pp. i-xii, 1-655, figs. 1-55 pls. 1-68, frontispicio.

DAVIS, D. Dwight.

1936 The distribution of Bidder's organ in the Bufonidae. *Field Mus. Nat. Hist. Publ., Ser. Zool., 20* (15) : 115-125, figs. 9-10.

DUELLMAN, William E.

1967 Additional studies of chromosomes of Anuran amphibians. *Syst. Zool., 6* (1) : 38-43.

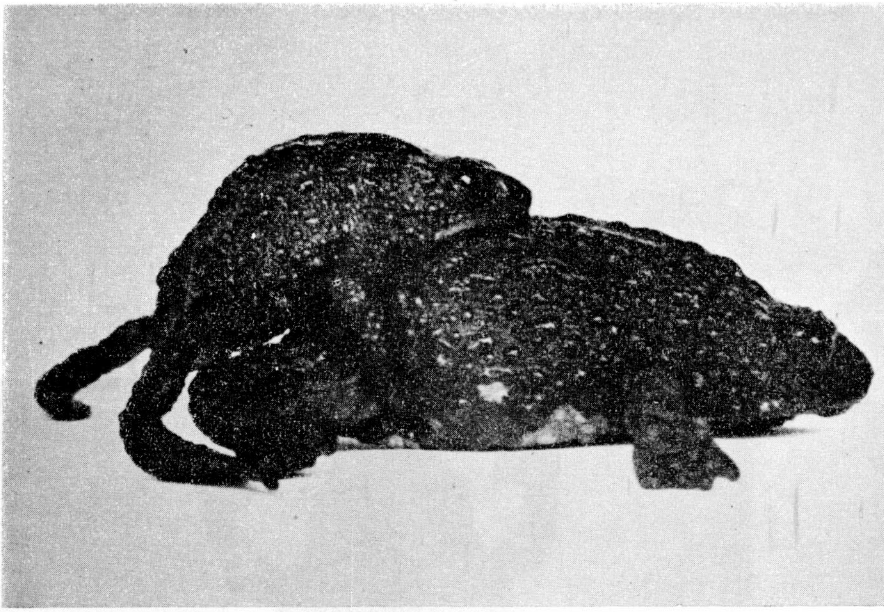


FIGURA 12. Amplexus pélvico en *Osornophryne percrassa.*

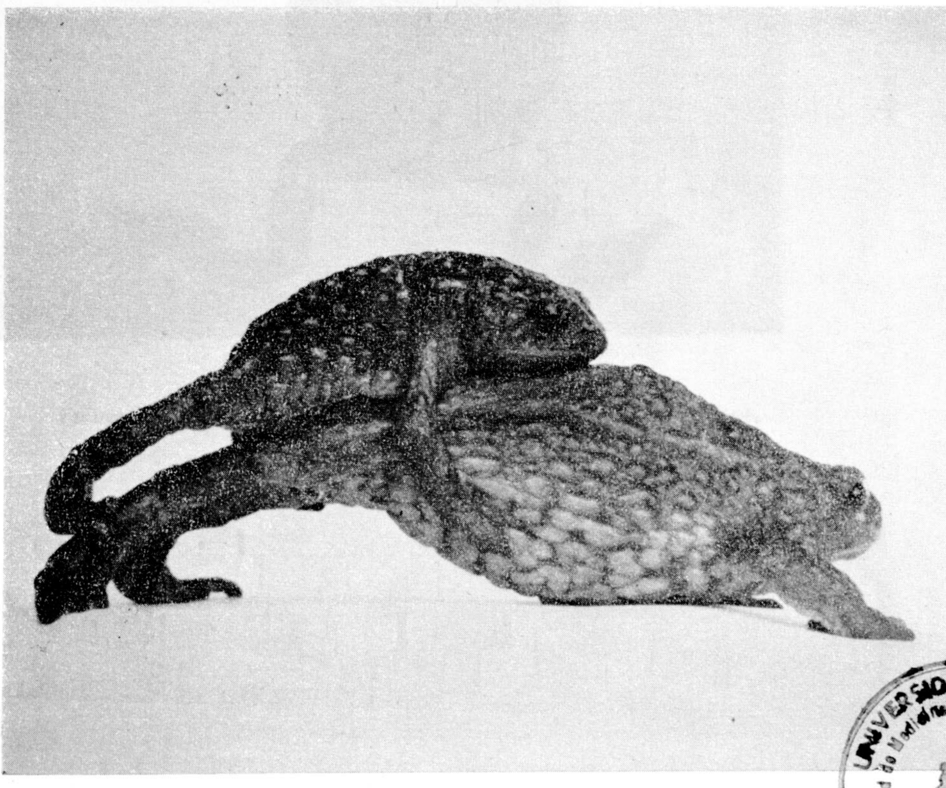


FIGURA 13. Amplexus pélvico en *Osornophryne bufoniformis*

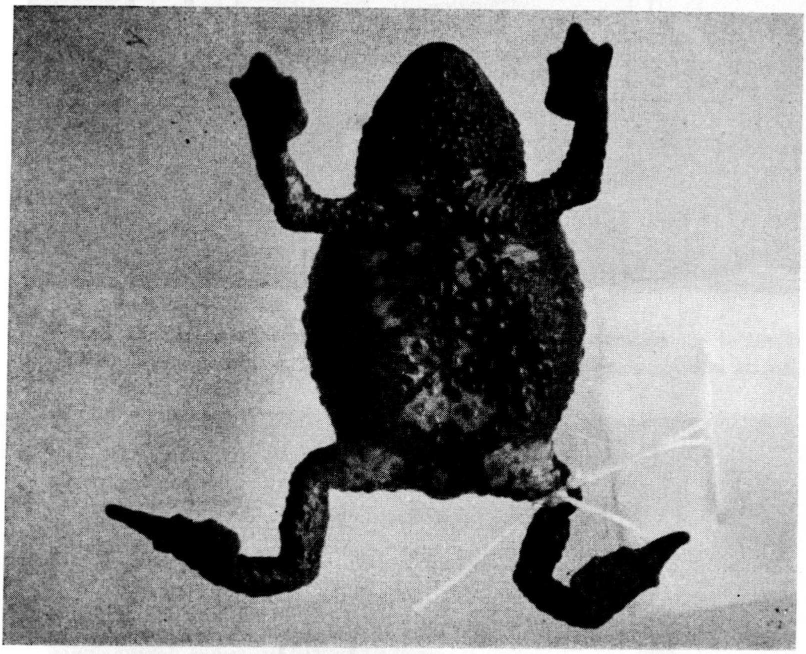


FIGURA 14. Aspecto ventral de *Osornophryne percrassa* (holótipo).

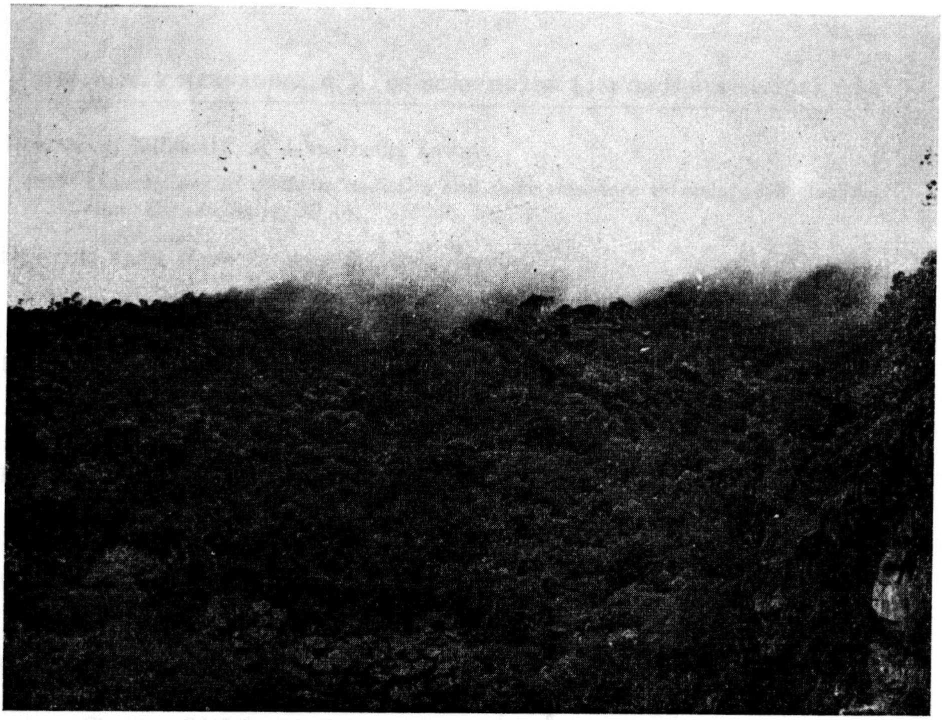


FIGURA 15. Etapas subseriales de bosque esclerófilo, nublado, en la localidad típica de *Osornophryne percrassa*. Nótese la presencia de *Gunnera* sp. hierba megáfila rizomatosa.

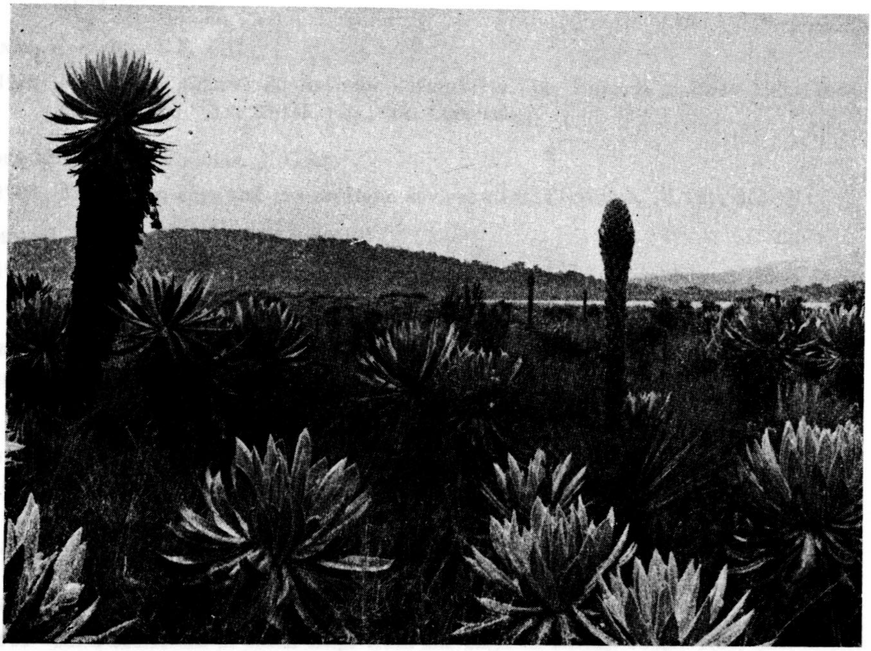


FIGURA 16. "Frailejonal" (asociación de *Espeletia hartwegiana* con elementos graminoides, y frutículos y *Puya* sp.) en las inmediaciones de la Laguna de San Rafael, Parque Nacional Natural del Puracé, Departamento del Cauca; *habitat* de *Osornophryne bufoniformis*.

DUELLMAN, William E. & John Daniel LYNCH.

1969 Descriptions of *Atelopus* tadpoles and their relevance to atelopodid classification. *Herpetologica, 25* (4): 231-240, figs. 1-4.

DUMÉRIL, André Marie Constant & Gabriel BIBRON.

1841 *Erpétologie générale, ou histoire naturelle complète des reptiles, 8:* i-ii, 1-792. Roret, Paris.

DUNLAP, D. G.

1960 The comparative myology of the pelvic appendage in the Salientia. *Journ. Morph., 106:* 1-76.

EATON, T. H., Jr.

1959 The ancestry of modern Amphibia: a review of the evidence. *Univ. Kansas. Publ. Mus. Nat. Hist., 12* (2): 155-180.

ESTES, Richard & R. WASSERSUG.

1963 A Miocene toad from Colombia, South America, *Breviora,* 193: 1-13.

FERNÁNDEZ, Kati.

1927 Reproducción de batracios argentinos (segunda parte). *Bol. Acad. Nacional de Ciencias, Córdoba, 29:* 271-328.

GALLARDO, José María.

1961 Nuevo género de Brachycephalidae *(Amphibia Anura). Neotropica, 7* (24): 71-72.

GINÉS, Hermano, E.E. C.C.

1959 Familias y géneros de Anfibios - *Amphibia* - de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. La Salle, 19* (53): 85-146, figs., pls. Caracas.

GOIN, Olive B. & Coleman J. GOIN.

1962 Amphibian eggs and the montane environment. *Evolution, 16* (3): 364-371.

GORHAM, Stanley W.

1963 The comparative number of species of amphibians in Canada and other countries. Summary of species of anurans. *Canadian Field-Nat., 77* (1): 13-48.

GREEN, T. L.

1931 On the pelvis of the *Anura.* A study in adaptation and recapitulation. *Proc. Zool. Soc. London, 193* (4): 1259-1290.

GRIFFITHS, I.

1954 On the "otic element" in amphibia Salientia. *Proc. Zool. Soc. London, 124:* 35-50.

1963 The phylogeny of the Salientia. *Biol. Rev., 38:* 241-292.

HAUGHTON, S. H.

1931 On a collection of fossil frogs from the clays at Banks. *Trans. Roy. Soc. South Africa, 19:* 223 - 249.

INGER, Robert F.

1954 Systematics and zoogeography of Phillippine Amphibia. *Fieldiana, Zoology, 33:* 183-531.

1967 The development of a phylogeny of frogs. *Evolution, 21* (2): 369-384.

JIMÉNEZ DE LA ESPADA, Marcos.

1870 Zoología. 1. Faunae neotropicalis species quaedam nendum cognitae. Amphibia. *Journ. Sci. Math. Phys. Natur. Acad. Real Lisboa* (2) *9:* 57-65.

KIRTISINGHEE, P.

1957 The Amphibia of Ceylon. (Publicado por el autor). Ceylon (=Sri Lanka).

KLUGE, Arnold G. & James S. FARRIS.

1969 Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool., 18* (1): 1-32, figs. 1-6, tab. 1-4.

KUHN, Oskar.

1965 *Die Amphibien. System and Stammesgeschichte,* Verlag Oebe. 102 pp.

LAURENT, Raymond F.

"1967" (=1968) Taxonomía de los anuros. *Acta Zool. Lilloana, 22:* 207-209.

LIU, C. C.

1950 Amphibians of Western China. *Field Zool. Mem. Chicago Nat. Hist. Mus., 2:* 1-400.

LUTZ, Bertha.

1948 Ontogenetic evolution in frogs. *Evolution, 2* (1): 29-39.

LYNCH, John Daniel.

1971 Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of Leptodactyloid frogs. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* nº 53 Pp. 1-238, figs. 1-131, tabs. 1-5.

McDIARMID, Roy Wallace.

1969 Comparative morphology and evolution of the neotropical frog genera *Atelopus, Dendrophryniscus, Melanophryniscus, Oreophrynella* and *Brachycephalus.* Ph. D. Dissertation, University of Southern California. (Inédito; copia en xerox). Pp. i-vii, 1-282, figs. 1-13. tabs. 1-5.

1971 Comparative morphology and evolution of frogs of the Neotropical genera *Atelopus, Dendrophryniscus, Melanophryniscus* and *Oreophrynella. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist. Science,* nº 12, pp. 1-66, figuras 1-11, tabs. 1-4, 1 pl. coloreada.

MELIN, Douglas Edvard.

1941 Contributions to the knowledge of the Amphibia of South America. *Göteborgs Kungl. Vetensk. och Vitter. Samh. Handl. Sjatte Följden,* ser. B, *1* (4): 1-71, figs. 1-38.

MIRANDA RIBEIRO, Alipio de

1926 Notas para servirem ao estude des Gymnonatrachios (Anura) Brasileiros. *Bol. Mus. Nac. Río de Janeiro, 27:* 1-227, figs. 1-110, pls. 1-22.

MOORE, John A.

1963 Patterns of evolution in the genus *Rana*. *In* Glenn L. JEPSEN, George Gaylord SIMPSON & Ernest MAYR (editores): *Genetics, paleontology and evolution*, pp. 315-338, figs. 1-15, tab. I-IV. (Publicado originalmente por la Princeton University Press, 1949). Atheneum, New York.

MORESCALCHI, Alessandro & C. GARCIULLO.

1968 Cytotaxonomic remarks on the genus *Bufo*. *Arch. Soc. Biol. Mont., 22*.

NEVO, Eviatar.

1968 Pipid frogs the early Cretaceous Israel and pipid evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool., 136* (8): 255-318, figs. 1-18, tabs. 1-10, pls. 1-10.

NIEDEN, Fritz.

1926 Anura 2. *Engystomatidae. In* C. APSTEIN (editor): *Das Tierreich*, 49: i-xvi, 1-110, 55 figs. Walter de Gruyter, Berlin und Leipzig.

NOBLE, Gladwyn Kingsley.

1926 The pectoral girdle of the *Brachycephalid* frogs. Am. Mus. Nov. Nº 230: 1-14. Figs. 1-7.

1954 *The biology of the amphibia*. 14 pp. sin número. 1-577, figs. 1-174. (Republicación de la edición original publicada por McGraw-Hill Book Company, Inc. en 1931). Dover Publications Inc., New York.

PARKER, Hampton Wildman.

1932 Parallel modifications in the skeleton of the Amphibia Salientia. *Arch. Zool. Italiano, 16*: 1239-1248.

PERACCA, Mario Giacinto.

1904 Viaggio del doctor Enrico Festa nell' Ecuador e regioni vicine. Rettili ed Amfibii. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia Comparata della Reale Università di Torino, 19* (465): 1-41.

PETERS, James Arthur.

1973 The frog genus *Atelopus* in Ecuador (Anura: Bufonidae). *Smiths. Contr. Zool., 145*: 1-49, figs. 1-31.

REIG, Osvaldo A.

1956 Los anuros del Matildense. *In* Pedro N. STEPANICIC & Osvaldo A. REIG: El Complejo porfírico de la Patagonia Interandina y su fauna de anuros, *Acta Geol. Lilloana, 1*: 231-297, figs. 1-14, tabs., pl. 1-4.

RIDGWAY, Robert.

"1912" *Color standards and color nomenclature*. Pp. i-iv, 1-44, pls. I-LIII, Published by the author. Washington, D. C., "1912" (= Jan. 16, 1913).

RIVERO, Juan A.

1961 Salientia of Venezuela. *Bull. Mus. Comp. Zool., 126* (1): 1-207, figs. 1-13, pl. 1.

RITLAND, R. M.

1955 Studies on the post-cranial morphology of *Ascaphus truei*. I. Skeleton and spinal nerves. *Journ. Morph., 97* (1): 119-178.

SÁEZ, Francisco A.

1939 Nota sobre la citología de *Atelopus seltzneri* (Weyemberg). *Physis, 18:* 161.

SAVAGE, Jay Mathers & Arnold G. KLUGE.

1961 Rediscovery of the strange Costa Rica toad, *Crepidius epioticus* Cope. *Rev. Biol. Trop.*, *9* (1): 39-51, figs. 1-7. San José, Costa Rica.

STARRETT, Priscilla.

1960 Descriptions of tadpoles of Middle American frogs. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 110:* 1-37.

1967 Observations on the life history of frogs of the family *Atelopodidae*. *Herpetologica, 23:* 195-204, figs. 1-6.

1968 The phylogenetic significance of the jaw musculature in anuran amphibians. Ph. D. Dissertation, University of Michigan (Inédito). 179 pp.

STOHLER 1928 (*In* NOBLE).

TAYLOR, Edward.

1952 A review of the frogs and toads of Costa Rica. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, *35*, pt. 1 (5): 577-942.

TIHEN, Joseph A.

1960 Comments on the origin of the amniote egg. *Evolution, 14* (4): 528-531.

1960 Two new genera of African bufonids, with remarks on the phylogeny of related genera. *Copeia, 1960:* 255-233.

1962 A review of New World fossil bufonids. *Amer. Midland Nat.*, *68* (1): 1-50.

TRUEB, Linda.

1971 Phylogenetic relationships of certain Neotropical toads with the description of a new genus (Anura: Bufonidae). *Contributions in Science, Los Angeles County Museum,* 216.

1973 Bones, frogs and evolution. *In* VIAL, James L. (editor): Evolutionary biology of the anurans, chapter 2, pp. 65-132, 12 figs., 2 tabs. University of Missouri Press, Columbia, Missouri, U. S. A.

WHITING, H. P.

1961 Pelvic girdle in amphibian locomotion. In: *Vertebrate locomotion, Zool. Soc. London Symposium,* 5: 43-57.